

N^o D'ORDRE :

169

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

MADELEINE ROQUE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES INFUSOIRES CILIÉS : LES
HYMÉNOSTOMES PÉNICULIENS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 15 novembre 1958 devant la Commission d'examen.

MM. P. MATHIAS.....	<i>Président.</i>
L. EMBERGER.....	} <i>Assesseurs.</i>
G. DENIZOT.....	
E. FAURÉ-FREMIET.	<i>Invité.</i>

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1961

N^o D'ORDRE :

169

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

MADELEINE ROQUE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES INFUSOIRES CILIÉS : LES
HYMÉNOSTOMES PÉNICULIENS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 15 novembre 1958 devant la Commission d'examen.

MM. P. MATHIAS.....	<i>Président.</i>
L. EMBERGER.....	} <i>Assesseurs.</i>
G. DENIZOT.....	
E. FAURÉ-FREMIET.	<i>Invité.</i>

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1961



FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Doyen . . . M. P. MATHIAS, Professeur de Zoologie et de Biologie générale.

MM.

Professeurs honoraires { J. PAVILLARD, R. JACQUES, J. CABANNES, M. CAS-
TERAS, E. CARRIÈRE, E. TURRIÈRE, J. SOULA.

MM.

Professeurs titulaires	{	M. MOUSSERON	Chimie organique.
		L. EMBERGER	Botanique.
		C. BOUHET	Physique.
		G. DENIZOT	Géologie.
		P. CHATELAIN	Minéralogie et cristallographie.
		O. TUZET (M ^{lle})	Zoologie et biologie animale.
		G. CAUQUIL (M ^{lle})	Chimie organique.
		J. GRANIER	Physique.
		J.-L. TROCHAIN	Botanique coloniale.
		G. COUCHET	Mécanique rationnelle.
J. SALVINIEN	Chimie physique.		
J.-P. KAHANE	Mathématiques pures.		
A.-M. VERGNOUX (M ^{lle})	Physique.		

MM.

Professeurs sans chaire	{	P. DIVE	Mathématiques.
		P. VIELES	Chimie.
		J. MOTTE	Botanique.
		J. RABINOVITCH	Physique.
		J. AVIAS	Géologie.

MM.

Maîtres de Conférences	{	P. SILBER	Chimie minérale.
		E. KAHANE	Chimie biologique.
		R. JACQUIER	Chimie.
		R. JOUTY	Physique.
		J. MOREAU	Mathématiques.
		B. CHARLES	Mathématiques.
		R. NOZERAN	Botanique.
CHALIN	Physique.		

Secrétaire honoraire : J. DUBOIS.

Secrétaire : R. ROUQUAIROL.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

RECHERCHES SUR LES INFUSOIRES CILIÉS : LES HYMÉNOSTOMES PÉNICULIENS

(Avec 37 figures et 4 planches)

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	432
Notions fondamentales (p. 432) ; Situation systématique des Hyménostomes péniculiens (p. 434) ; Caractères généraux des Hyménostomes péniculiens (p. 436).	
TECHNIQUES	436
Macérations. Cultures (p. 437) ; Étude du matériel vivant (p. 437) ; Étude du matériel fixé (p. 437).	
PREMIÈRE PARTIE. — ÉTUDE MONOGRAPHIQUE DES GENRES ET DES ESPÈCES	
I. — FAMILLE DES <i>FRONTONIIDÆ</i>	439
GENRE <i>Frontonia</i> . — Historique (p. 439) ; Monographie des espèces (p. 440) ; <i>Frontonia leucas</i> (p. 440) ; <i>Frontonia marina</i> (p. 448) ; <i>Frontonia atra</i> (p. 451) ; <i>Frontonia parvula</i> (p. 454) ; <i>Frontonia acuminata</i> (p. 455) ; <i>Frontonia elliptica</i> (p. 458) ; Conclusion (p. 460).	
GENRE <i>Disematostoma</i> . — Historique (p. 460) ; Monographie de l'espèce (p. 460) ; <i>Disematostoma tetrædrica</i> (p. 460) ; Conclusion (p. 466).	
GENRE <i>Frontoniella</i> (p. 467).	
GENRE <i>Clathrostoma</i> (p. 467).	
II. — FAMILLE DES <i>STOKESIIDÆ</i>	468
GENRE <i>Stokesia</i> . — Historique (p. 468) ; Monographie de l'espèce (p. 468) ; <i>Stokesia vernalis</i> (p. 468) ; Conclusion (p. 472).	
III. — FAMILLE DES <i>PARAMECHIDÆ</i>	473
GENRE <i>Paramecium</i> . — Historique (p. 473) ; Monographie des espèces (p. 475) ; <i>Paramecium aurelia</i> (p. 475) ; <i>Paramecium caudatum</i> (p. 481) ; <i>Paramecium multimicronucleatum</i> (p. 482) ; <i>Paramecium bursaria</i> (p. 483) ; <i>Paramecium trichium</i> (p. 484) ; Conclusion (p. 486).	
IV. — FAMILLE DES <i>UROCENTRIDÆ</i>	487
GENRE <i>Urocentrum</i> . — Historique (p. 487) ; Monographie de l'espèce (p. 487) ; <i>Urocentrum turbo</i> (p. 487) ; Conclusion (p. 492).	

	Pages
DEUXIÈME PARTIE. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES	
I. — INFRACILIATURE BUCCALE	493
<i>Le type buccal pénicilien. Ses relations phylogénétiques</i>	493
<i>Évolution de l'infrastructure buccale au cours de la Stomatogénèse</i> (p. 494) ; <i>Cinétie stomatogène</i> (p. 494) ; <i>Caractères de la cinétie</i> <i>stomatogène</i> (p. 496) ; <i>Autonomisation du système ciliaire</i> <i>buccal</i> (p. 496).	
II. — CINÉTIES VESTIBULAIRES	498
<i>Caractères somatiques</i>	498
<i>Intégration dans le système ciliaire buccal</i>	499
III. — FIBRES D'ORIGINE CINÉTOSOMIENNE	499
<i>Appareil fibrillaire buccal</i>	500
<i>Cinétodesme</i>	502
IV. — STRUCTURES CYTOPLASMIQUES BUCCALES	505
V. — ARGYROME	506
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	509
BIBLIOGRAPHIE	513

INTRODUCTION

En perfectionnant les procédés de l'imprégnation argentique que KLEIN (1926) avait introduite dans la technique protistologique, CHATTON et LWOFF (1930) rénovent l'étude des Ciliés, jusque-là aussi imprécise que laborieuse. Les images que ces auteurs obtiennent de la ciliature, de sa topographie et de ses constituants sont d'une fixité et d'une clarté telles qu'elles permettent d'en analyser les plus petites variations. Avec plus de précision que J. GELEI (1932) dont la méthode, dérivée elle aussi de celle de KLEIN, donne d'intéressants résultats, CHATTON et LWOFF peuvent suivre en détail les remaniements ciliaires, souvent compliqués, qui accompagnent la division. Leurs travaux et ceux de leurs collaborateurs, échelonnés de 1929 à 1950, portant sur de nombreux groupes, les amènent à formuler en quelques règles la généralité de certains faits. Les notions originales qu'ils introduisent sont à la base même de la compréhension des Ciliés. Elles sont les fondements de notre étude ; nous les rappelons brièvement suivant leur enchaînement logique. Ce rapide résumé nous permet de définir, en même temps, les termes que nous utilisons.

NOTIONS FONDAMENTALES. — *Notion de cinétome*. — Dès 1924, CHATTON précise le « concept de la cinétide » qu'il développe ensuite avec LWOFF.

La cinétide est l'appareil moteur des Flagellés primitifs. Elle se compose du *cinétosome*, granule basal du flagelle ou cil, seul capable de division autonome, doué du pouvoir d'engendrer les autres constituants : le *flagelle* ou *cil* et la *racine ciliaire* ou *cinétorhize*. Le cinétosome peut produire, de plus, des organites variés : *corps parabasal* (A. LWOFF et M. LWOFF, 1931), *cnidocyste*, *fibres*, *côte sidérophile*, *axostyle*.

La cinétide se complique par bipartition du cinétosome, les cinétosomes-fils pouvant rester unis par une desmose. Il se forme une *chaîne de cinétides* ou *cinétie*.

Plus tard, CHATTON et LWOFF (1935 a) étendent la notion de *cinétie* aux Ciliés. La *strie ciliaire* est la *cinétie* ; véritable unité anatomique, c'est la série linéaire des cinétosomes équivalents portant chacun un cil et une cinétorhize. Le cinétosome est générateur aussi de *trichocystes* (CHATTON, A. LWOFF et M. LWOFF, 1931 b).

Les cinéties sont disposées suivant les méridiens du Cilié et courent généralement d'un pôle à l'autre. Chaque cinétie possède la *structure desmodexique*, c'est-à-dire une disposition constante des cinétosomes par rapport au *cinétodesme*; celui-ci, fibre asymétrique, est toujours à la droite des cinétosomes. La règle de la desmodexie (1935 a) détermine la polarité de la cinétie et implique celle du Cilié. La convergence des cinéties a lieu nécessairement vers le pôle apical et le pôle antapical.

Les cinéties sont autonomes. Chez les Ciliés, protozoaires probablement très évolués, elles ont perdu phylogénétiquement leur rapport avec le cinétosome primaire qui a lui-même disparu.

L'ensemble des cinéties forme le *cinétome* ou appareil locomoteur proprement dit des Infusoires.

NOTION D'INFRACILIATURE. — Chez les Acinétiens (CHATTON, A. LWOFF, M. LWOFF et TELLIER, 1929) et chez les Thigmotriches de la famille des *Sphenophriidae* (CHATTON, A. LWOFF et M. LWOFF, 1931 a), la forme végétative ne porte pas de cils; ceux-ci poussent à partir de cinétosomes persistants chez la forme trophique. Ces cinétosomes dépourvus de cil et de cinétorhize, pouvant même varier topographiquement, sont des organites permanents dont l'ensemble constitue l'*infraciliature* (CHATTON, A. LWOFF et M. LWOFF, 1929).

Chez les Thigmotriches, cette infraciliature est composée de cinéties et de cinétosomes isolés (*cinétosomes erratiques*), dispersés sur un réseau argyrophile. Chez les Acinétiens, les cinétosomes disposés sans ordre se multiplient, puis s'agencent en chaînes parallèles au moment du bourgeonnement et édifient autant de cinéties.

L'infraciliature ou ciliature réduite à ses cinétosomes est l'élément fondamental du cinétome.

NOTION DE LA CONTINUITÉ GÉNÉTIQUE DU CINÉTOME. — Les cinétosomes proviennent les uns des autres par division; ce sont des organites doués de continuité génétique. Les cinéties résultent de la division des cinétosomes.

a) *Cinéties somatiques*. — Les cinéties qui recouvrent le corps, nommées *cinéties somatiques* ou *générales*, se multiplient le plus souvent au cours de la bipartition par simple section en deux parties. Une moitié appartient à l'individu-fils antérieur ou *proter*, l'autre à l'individu-fils postérieur ou *opisthe*. Chaque cinétie, système autonome, se comporte comme une unité structurale auto-reproductible. La scission du Cilié est percinétienne, en général transversale et équatoriale.

b) *Cinéties buccales*. — Au cours de la division, la ciliature buccale du *proter* est toujours en continuité avec la ciliature buccale de l'*opisthe* et ceci par plusieurs modes :

— *Par continuité directe* : chez les Apostomes, « l'élongation » des cinéties buccales (CHATTON et LWOFF, 1935 b) et chez les Pérित्रiches, le « dédoublement » de l'ancienne spire (CHATTON et VILLENEUVE-BRACHON, 1937) sont à l'origine de la néoformation des structures ciliées péristomiennes.

— *Par continuité indirecte* : chez *Glaucoma* et *Colpidium* (Holotriches), les cinétosomes d'un segment déterminé d'une cinétie somatique se multiplient par « éli-néation » et forment toujours de la même manière les cinéties de la bouche nouvelle. Cette cinétie particulière, tangente à la bouche à droite, théoriquement indéfinie, est la *cinétie stomatogène*. La régénération des cinéties buccales se fait pareillement quand les anciennes dégénèrent (CHATTON, A. LWOFF, M. LWOFF et MONOD, 1931). En 1940, CHATTON et SEGUALA montrent que la formation des cirres et des membranelles des Hypotriches résulte de la « migration » et de la multiplication des cinétosomes faisant partie intégrante des anciennes structures correspondantes (*Euplotes*) ou de la multiplication des cinétosomes erratiques (*Oxytricha*).

CHATTON et LWOFF déduisent la notion de la continuité génétique du cinétome surtout de l'étude des néoformations buccales. Mécanisme de la morphogénèse, cette continuité est assurée par l'infraciliature, substantiellement définie et autonome.

Cette notion s'oppose à l'idée de KLEIN qui soutient dans une série de

travaux (1926-1936) que les cinétosomes et les trichocystes sont formés *de novo* et *in situ* par simple condensation de la substance argyrophile du « Silberlinien-system » ou « argyrome ».

DISTINCTION ENTRE LE CINÉTOME ET L'ARGYROME. — Le cinétome est un système différent de l'argyrome (1930). La distinction entre les deux systèmes est la plus évidente chez les Hyménostomes primitifs, car c'est chez eux que l'argyrome est le mieux développé (CHATTON et BRACHON, 1935).

Il y a de nombreux cas où l'argyrome fait plus ou moins défaut à côté du cinétome (Apostomes ; CHATTON et LWOFF, 1935 *b*). Lorsque ces deux formations coexistent, elles se distinguent l'une de l'autre par leur topographie et leurs propriétés. Entre les deux systèmes, il n'y a de coïncidence qu'au niveau des cinétosomes ; que ceux-ci soient cilières ou non, ou qu'ils soient erratiques, ils sont toujours investis par les lignes argyromiennes.

Il apparaît essentiellement que la morphologie et la polarité d'un Cilié sont définies par la configuration de son dispositif ciliaire. LWOFF (1949 et 1950) pense que la morphogénèse est dominée par le développement, la reproduction, l'évolution des cinétosomes, influencés et contrôlés par les propriétés du cytoplasme sous-jacent. Les potentialités multiples des cinétosomes, manifestées par les organites divers qu'ils produisent, la nature de leur activité génératrice sont aussi dépendantes des qualités protoplasmiques, elles-mêmes découlant d'un « champ morphogénétique ». Les variations du métabolisme provoquent les conditions qui induisent les cinétosomes à engendrer d'autres cinétosomes ou des structures différenciées. L'interaction des cinétosomes et du cytoplasme sous-jacent, en définitive, gouverne la morphogénèse des organites cilières et, par elle, celle du Cilié.

L'étude de l'infaciliature est nécessaire et suffisante pour caractériser la plupart des espèces et les classer. La forme spécifique est déterminée par un ensemble de cinéties somatiques et par un ensemble de cinéties buccales, dérivées de la ciliature générale quand la bouche est individualisée. Les variations des infrastructures péristomiennes aboutissent à la formation de systèmes ciliaires spécialisés qui peuvent prendre un grand développement et acquérir une certaine autonomie. L'organisation de l'infaciliature buccale de l'opisthe, identique à celle du proter est un acte capital de la reproduction des Infusoires. L'analyse des mécanismes de la stomatogénèse révèle une assez large variabilité des processus morphogénétiques à partir d'un type fondamental, remarquablement constant par ailleurs. Le degré, la mesure de ces variations constituent les particularités mêmes d'un groupe donné. De judicieuses comparaisons font ressortir les caractères distinctifs des espèces et des familles. Les différenciations de l'infaciliature permettent une connaissance plus complète des relations entre les groupes.

Ces faits incitent FAURÉ-FREMIET à remettre en question la morphologie et la morphogénèse des Ciliés et confirment sa conclusion : « Les données importantes fournies par l'étude de l'infaciliature permettent aujourd'hui de réexaminer la morphologie comparée des Ciliés en se fondant sur les mécanismes de leur morphogénèse. Les affinités des différents groupes et par là même leurs relations phylogénétiques vraisemblables apparaissent dès lors sous de nouveaux aspects qui justifient la tentative de réviser, une fois encore, la classification de ces protozoaires si hautement différenciés » (1950 *a*, p. 113).

SITUATION SYSTÉMATIQUE DES HYMÉNOSTOMES PÉNICULIENS. — Dans la nouvelle classification proposée par FAURÉ-FREMIET (1950 *a*) ⁽¹⁾, puis par CORLISS (1956), les Hyménostomes (Ciliés possédant des membranelles buccales formées par des cils coalescents) sont répartis en trois groupes distincts : Hyménostomes tétrahyméniens ; Hyménostomes péniculiens ; Hyménostomes pleuroméniens.

Hyménostomes tétrahyméniens. — Les travaux de FURGASON (1940) et de MUGARD (1949) engagent à placer dans cette première subdivision les Hyménostomes dont la ciliature buccale est construite selon le type défini par FURGASON. Cet auteur montre que la ciliature péristomienne de toutes les espèces de *Leucophrys*, *Tetra-*

⁽¹⁾ Nous reproduisons à la page 517 de ce travail, sous forme de tableau, la classification des Ciliés par FAURÉ-FREMIET (1950 *a*).

hymena, *Glaucoma*, *Colpidium* comporte quatre membranelles dont trois membranelles adorales gauches et une membranelle parorale droite ⁽¹⁾.

Chez *Glaucoma*, CHATTON, A. LWOFF, M. LWOFF et MONOD (1931) définissent la « cinétie stomatogène ». Le champ cinétosomien résultant de la multiplication des cinétosomes de la partie antérieure de cette cinétie s'organise secondairement en quatre cinéties composées. MUGARD (1949) discerne l'étroite parenté des Hyménostomes histophages et met en évidence quelques complications morphogénétiques qui procèdent de l'augmentation du nombre des cinéties stomatogènes, de la disposition des membranelles adorales. Ces complications prouvent une diversification évolutive dont il faut tenir compte et qui permet d'établir quatre familles dans le sous-ordre des Hyménostomes tétrahyméniens.

Il devient opportun de retirer de la famille hétérogène des *Frontoniidæ* (KAHL, 1926) les genres *Glaucoma*, *Colpidium* et de les ranger avec les genres *Leucophrys* et *Tetrahymena* dans la nouvelle famille des *Leucophrydæ* (MUGARD, 1949), ou mieux, des *Tetrahymenidæ* (CORLISS, 1952 b). Cette dernière est voisine de la famille des *Ophryoglenidæ* (KENT, 1882) plus évoluée. Les deux autres familles, celle des *Phylasteridæ* et celle des *Lembidæ* (KAHL, 1935) constituent chacune un ensemble homogène d'espèces ; cependant, l'une et l'autre se sont diversifiées à partir du type tétrahyménien primitif.

Hyménostomes pleuroméniens. — Ils sont classés après les Hyménostomes péniculiens, mais nous les citons avant ces derniers pour faciliter l'exposé de notre travail. Leur infraciliature est mal connue. Le développement de la membrane parorale et des membranelles adorales lié à la migration de la bouche en direction postérieure est leur signe distinctif. Le thigmotactisme de la ciliature dorso-latérale qui assure l'immobilité temporaire des individus sur des surfaces solides complète leur diagnose.

Hyménostomes péniculiens. — En 1934, chez *Paramecium nephridiatum*, J. GELEI décrit avec exactitude la cavité buccale et sa ciliature. Il signale qu'un « vestibule » précède le cytostome ; parmi les structures ciliées, il distingue une membrane vibratile, à gauche, en forme de pinceau ou de brosse, qu'il appelle *peniculus*.

L'auteur comprend aussitôt que *Paramecium* est classé à tort dans les Trichostomes et le place dans un nouveau sous-ordre : les Trichohyménostomes. En 1952, attribuant une grande importance morphologique et phylogénétique au vestibule, il range *Paramecium* dans les Hyménostomes *Vestibulata*. Une publication posthume (1954) atteste que J. GELEI le considérait comme un Hyménostome véritable et qu'il situe la famille des *Parameciidæ* près de la famille des *Frontoniidæ*.

L'imprégnation argentique de *Paramecium trichium* révèle les mêmes structures péniculiennes à FAURÉ-FREMIET (1949) qui décrit un *peniculus ventral* et un *peniculus dorsal*.

FAURÉ-FREMIET constate que *Stokesia* (Hyménostome) possède deux polycinéties gauches correspondant aux *peniculi* et retrouve chez *Frontonia* et *Disematostoma* (Hyménostomes) des structures comparables.

FAURÉ-FREMIET (1950 a) réunit ces formes sous le titre « Hyménostomes péniculiens ».

De l'avis de leur auteur, ses observations initiales sur les Hyménostomes péniculiens devaient être précisées et étendues. C'est ainsi, qu'encouragée par M. le Professeur FAURÉ-FREMIET, nous avons entrepris l'étude approfondie de ces Ciliés.

La plupart de ceux-ci (genres *Frontonia*, *Disematostoma*, *Urocentrum*) sont classés par KAHL dans la famille des *Frontoniidæ* qu'il crée en 1926 et qu'il maintient en 1935. A côté du genre *Frontonia* de très nombreux genres sont juxtaposés. L'hétérogénéité de la famille n'échappe pas à KAHL ; il fait remarquer que le manque de données concernant les membranelles buccales des espèces est responsable de beaucoup d'incertitude et de désordre. HALL (1953) souligne l'incohérence de la classification de KAHL. Acceptant les conclusions de FURGASON (1940), de

⁽¹⁾ Les trois membranelles adorales constituent la zone adorale de membranelles (adoral zone of membranelles, abréviation : A. Z. M.). La membranelle parorale est la « membrane ondulante » (undulating membrane, abréviation : U. M., d'après FURGASON, 1940).

MUGARD (1949), et de CORLISS (1952 *b*), il élimine de cette famille certains Ciliés tétrahyméniens ; mais, il n'apporte aucun éclaircissement à la systématique des nombreux Frontoniidés restants après ce premier démembrement.

Il importait aussi d'étudier d'autres Ciliés, plus ou moins proches des premiers, par exemple, ceux du genre *Paramecium* et de connaître clairement leur situation relative.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES HYMÉNOSTOMES PÉNICULIENS. — Les espèces des genres *Frontonia*, *Disematostoma*, *Stokesia*, *Paramecium* et *Urocentrum* font l'objet de notre travail. Leurs caractères généraux sont les suivants :

La *ciliature somatique* dense et serrée, uniformément répartie, comporte de très nombreuses cinéties. Leur disposition d'ensemble correspond à l'organisation fondamentale de la ciliature somatique en cinéties méridiennes, bipolaires, convergente vers le pôle apical et le pôle antapical (CHATTON et LWOFF).

La *bouche* est bien délimitée ; sa position varie entre la région antérieure et la région équatoriale. Nous adoptons la terminologie proposée par CORLISS (1955) pour en désigner les différentes parties. Le mot « bouche » indique, dans un sens très général, l'ensemble de la région buccale. Le « cytostome » est la cavité portant les organelles ciliées ; il s'ouvre à la surface du corps par l'intermédiaire du « vestibule », invagination du protoplasme dans laquelle la cuticule ciliée est entraînée. Le « cytopharynx », couloir étroit, prolonge la cavité buccale et permet l'introduction des particules alimentaires dans la « vacuole digestive ou gastriole ».

La *ciliature buccale*, différenciée dans une aire bien définie, est représentée par quatre structures dont trois correspondent aux « peniculi », à gauche, et la quatrième à la « membrane parorale », à droite.

Conformément aux conceptions de CHATTON, de LWOFF et de FAURÉ-FREMIET, les problèmes de morphologie et de morphogénèse nous apparaissent essentiels. Dans notre travail, nous décrivons la topographie des infraciliatures somatique et buccale et nous étudions leur évolution au cours de la division. Nous examinons les structures fibreuses pharyngiennes et somatiques et leurs rapports avec le cinétome. Nous analysons les processus de la morphogénèse connue par les phénomènes corticaux. Nous pensons déduire de l'étude « dynamique » de ces phénomènes les données indispensables pour établir les affinités possibles et ainsi mieux comprendre la phylogénie de ces Infusoires.

Des travaux antérieurs concernent le noyau et d'autres organites cellulaires (mitochondries, trichocystes, etc.). Nous avons observé l'appareil nucléaire uniquement dans la mesure où nous avons pu distinguer les espèces ou situer les mouvements des cinétosomes.

Après l'exposé des techniques d'étude, la relation de nos recherches est divisée en deux parties :

La première comprend l'étude monographique de quelques espèces de chacun des genres *Frontonia*, *Disematostoma*, *Stokesia*, *Paramecium*, *Urocentrum*, membres des familles des *Frontoniidæ*, des *Stokesiidæ*, des *Parameciidæ*, des *Urocentridæ*.

La deuxième partie comporte une discussion sur les éléments principaux des structures morphologiques, sur leur aspect phylogénétique et leur aspect morphogénétique. Nous considérons l'infraciliature buccale, les cinéties vestibulaires, les fibres d'origine cinétosomienne (appareil fibrillaire buccal, cinétodesme), les structures cytoplasmiques buccales, l'argyrome.

TECHNIQUES

MACÉRATIONS. — Les prélèvements effectués dans les eaux douce ou marine étaient conservés au laboratoire. Nous avons soin de recueillir en même temps de la vase, des algues, des feuilles et des herbes que nous laissons macérer dans l'eau d'origine.

La température de l'eau était prise lors du prélèvement. Pour *Disematostoma*, nous avons dû maintenir nos macérations à une température très voisine de celle observée lors du prélèvement ; les limites de température étaient : + 7°C — + 12°C.

Nos Ciliés s'élèvent très bien dans ces macérations. Leur prolifération abondante et prolongée nous a permis un travail suivi.

CULTURES. — Nous avons essayé d'obtenir des cultures de ces Ciliés, selon leur mode de nutrition.

a) *Ciliés bactériophages* : *Paramecium*, *Urocentrum*. — *Paramecium* est nourri avec *Aerobacter aerogenes*, cultivé dans un milieu au « Cerophyl » ; la multiplication des Paramécies est rapide lorsque la température est voisine de $+ 27^{\circ}\text{C}$ et le pH du milieu voisin de 6,8-7.

Les cultures d'*Urocentrum* sont riches sur un milieu à base de grain de blé et à la température optima de $+ 18^{\circ}\text{C}$.

Nous pratiquons soit des isolements quotidiens en lames creuses, soit des cultures en tubes.

b) *Ciliés phytophages* : *Frontonia*, *Disematostoma*. — Nous avons vérifié les observations de GOLDSMITH (1922), de SANDON (1932), de BROOK (1952) relatives à la nutrition de ces Infusoires.

Frontonia ingère des Cyanophycées (*Lingbia*, *Oscillatoria* très souvent), des Diatomées (*Navicula*, *Nitzschia*), des Desmidés (*Closterium*) et des Euglènes. *Disematostoma* se nourrit de Diatomées (*Navicula*, *Nitzschia*).

La culture des algues est facile sur le milieu de CHU, liquide ou solide. Le milieu liquide était le plus utilisé car il nous permettait d'ensemencer les Ciliés dans le même tube où nous cultivions les algues. Le milieu était préparé soit avec de l'eau bidistillée, soit avec de l'eau du robinet, soit avec de l'eau des prélèvements. Les cultures d'algues prospéraient dans l'un et l'autre cas. Mais, nous n'avons pu obtenir des cultures durables de *Frontonia* et de *Disematostoma* en les repiquant sur ces cultures d'algues. Les Ciliés se nourrissaient mal, ne se multipliaient pas et mouraient à la longue. Nous avons conservé *Frontonia parvula* en lames creuses, dans de l'eau contenant des traces de levure.

ÉTUDE DU MATÉRIEL VIVANT. — Les Ciliés examinés vivants étaient facilement immobilisés par l'addition au milieu de culture (5 parties) d'une solution de sulfate de nickel à 1 0/0 (1 partie) (TARTAR, 1950).

Le méthocel arrête le mouvement des cils et favorise une observation prolongée. Une goutte de solution de méthocel à 5 0/0 est mélangée à la goutte de liquide qui contient le matériel à étudier.

Quelques colorants vitaux ou post-vitaux étaient employés pour compléter nos examens : rouge neutre, bleu de méthylène, vert Janus, colorant de DIPPEL (1955). Ce dernier facilite l'étude des noyaux et surtout du macronucleus ; la coloration est intense et durable.

Technique à la nigrosine (DEFLANDRE, 1929). — La nigrosine, en suspension à 2 0/0 dans l'eau, agit à la manière d'un colorant post-vital. Après l'évaporation de l'eau, la nigrosine se dépose autour des insertions des cils et met en évidence la topographie des cinéties et le relief cuticulaire.

ÉTUDE DU MATÉRIEL FIXE. — Un examen rapide est possible après une fixation de 2 à 5 secondes à l'acide osmique à 2 0/0, en vapeur. Les Ciliés placés dans une goutte d'eau sur la lame sont fixés, puis recouverts par une lamelle.

Imprégnation argentique avec réduction du nitrate d'argent à la lumière. — La technique de CHATTON et LWOFF (1936) a été adoptée pour l'étude de l'infrastructure.

Les individus sont fixés au Champy pendant 6 à 7 minutes, puis lavés et éventuellement gardés dans le Da Fano salé. De nombreux lavages à l'eau bidistillée éliminent ensuite toute trace de Da Fano. Les Ciliés sont étalés dans la gélatine additionnée de chlorure de sodium et recouverts par une solution de nitrate d'argent à 3 0/0. Il est bon de maintenir la température de cette solution au-dessous de 20°C , point de congélation de la gélatine. La durée de réduction du nitrate d'argent par les rayons émanant d'une lampe à vapeurs de mercure est à déterminer expéri-

mentalement pour un matériel donné. La préparation est ensuite lavée à l'eau bidistillée et montée.

L'argyrome est mis en évidence par cette technique ; l'utilisation de la gélose bromurée pour l'étalement permet une forte imprégnation de l'argyrome.

Imprégnation argentique avec réduction du nitrate d'argent par l'hydroquinone (CHATTON, 1940). — C'est une variante de la technique précédente, les résultats en sont différents. Cette technique révèle les vacuoles pulsatiles, les mitochondries, les trichocystes et les cils colorés en brun.

Après une fixation d'une minute environ à l'acide osmique à 2 0/0, les Ciliés sont lavés et étalés dans la gélatine salée ou la gélose bromurée, puis recouverts par la solution de nitrate d'argent à 3 0/0. Quelques paillettes d'hydroquinone sont dissoutes dans 1 ou 2 cm³ d'eau ; cette solution, préparée fraîchement, est ajoutée goutte à goutte à la solution de nitrate d'argent. La réduction est rapide et doit être surveillée.

Réaction nucléaire de FEULGEN. — Nous l'avons employée de préférence à toutes les autres techniques nucléaires.

Les individus sont fixés au sublimé acétique pendant 5 minutes, lavés à l'eau salée à 5 0/0, puis à l'eau distillée. Ils sont traités ensuite selon la technique de FEULGEN.

Après les lavages éliminant le fixateur, il est préférable de coller les Ciliés sur la lame avec de l'albumine (albumine de MAYER). Celle-ci est coagulée par l'alcool-formol (alcool à 95°, 8 parties ; formol, 1 partie).

Les préparations peuvent être conservées dans l'alcool à 70° après l'enrobage dans l'albumine.

Action cytolytique de la digitonine. Coloration au bleu de bromophénol mercurique. — Nous avons légèrement transformé une récente technique que CHILD et MAZIA (1956) ont appliquée aux protozoaires pour étudier les structures fibreuses. Elle nous a permis d'observer les cinétorhizes. De plus, elle révèle l'argyrome.

Sur la lame, nous provoquons la cytolyse des individus vivants en utilisant une solution de digitonine à 1 0/0. L'excès de digitonine enlevé, les structures corticales des individus éclatés restent adhérentes à la lame. Elles sont traitées par de l'alcool à 70° et colorées dans le bleu de bromophénol mercurique ; puis, la préparation est lavée dans une eau acétique à 0,5 0/0, déshydratée et montée.

Colorations sur coupes. — Nous avons pratiqué des coupes en employant la méthode de micro-inclusion de CHATTON et LWOFF (1936). Nous avons appliqué à ces coupes les techniques de colorations à la fuchsine (méthode de MALLORY), à l'hématoxyline au fer (méthode de HEIDENHAIN), après fixation du matériel au Bouin, au Bouin-Dubosq, au Champy.

Microscopie électronique. — Le fixateur utilisé est l'acide osmique en solution à 1 0/0, tamponnée à pH : 7,4, suivant la technique de PALLADE (1952). Les Ciliés sont rassemblés et enrobés dans la gélose (CHATTON et LWOFF, 1936).

Le bloc obtenu est inclus ensuite dans le méthacrylate de butyle, puis, débité en sections ultrafines au microtome de PORTER-BLUM ; celles-ci sont examinées au microscope électronique et photographiées.

Les montages de micrographie électronique ont été obtenus au Laboratoire de Médecine expérimentale du Collège de France par M. le Professeur FAURÉ-FREMIET et M. le Docteur ROUILLER à qui nous adressons nos vifs remerciements.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE MONOGRAPHIQUE DES GENRES ET DES ESPÈCES

CHAPITRE PREMIER

FAMILLE DES *FRONTONIIDÆ* KAHL, 1926

KAHL range dans cette famille les Hyménostomes dont la fente buccale est dépourvue de péristome. De très nombreux genres sont exclus de cette famille depuis les travaux de FURGASON (1940), de MUGARD (1949), de CORLISS (1952 *b*).

GENRE *Frontonia* Ehrenberg, 1833.

HISTORIQUE

Les premières études se rapportant aux Ciliés du genre *Frontonia* datent de 1833. EHRENBURG décrit sous le nom de *Frontonia vernalis* une forme possédant des zoochlorelles qu'il appelle aussi *Bursaria vernalis* ou *Panophrys vernalis*. Il distingue, en plus, *Frontonia atra* et *Frontonia acuminata*. En 1838, il assimile *Cyrtostomum leucas* à *Frontonia leucas* qui n'a pas de zoochlorelles symbiotiques.

STEIN (1859) fait une description intéressante de *Cyrtostomum* (*Frontonia*) *leucas* et de ses structures fibreuses buccales qu'il compare à celles de *Dileptus*, *Chilodon*, *Nassula*. Il présente les résultats des premières observations sur l'appareil nucléaire et sur la conjugaison.

En 1883, MAUPAS apporte d'importantes précisions à la morphologie d'*Ophryoglena magna* (*Frontonia leucas*) et étend ses recherches aux noyaux et à leur évolution au cours de la division et de la conjugaison.

De très nombreux travaux suivent ceux de MAUPAS et montrent simultanément le grand intérêt que leurs auteurs portent à l'étude de *Frontonia*. Cependant, il est peu d'Infusoires qui aient été autant décrits et peu également sur lesquels les renseignements soient aussi imprécis. Les caractères spécifiques sont incertains, des détails qui nous paraissent insignifiants sont examinés avec minutie et sont considérés à tort comme des caractères spécifiques; les nombreux noms synonymiques du même Cilié accroissent la confusion.

BALBIANI (1888) décrit la structure buccale de *Cyrtostomum leucas* (*Frontonia leucas*), rappelle les travaux de EHRENBURG, interprète les descriptions de STEIN et reprend les études de MAUPAS. FABRE-DOMERGUE (1888) observe à nouveau la bouche de *Cyrtostomum leucas*, insiste sur la position et la forme des « baguettes » péri-buccales. En 1891, il découvre *Frontonia marina*. SCHEWIAKOFF (1889) s'attache à l'étude de la ciliature des Holotriches et particulièrement à celle de *Frontonia leucas*.

L'appareil fibrillaire œsophagien intéresse surtout BRODSKY (1908). Pour lui, cet appareil établit un lien étroit entre les deux sous-ordres des Trichostomes et des Gymnostomes, en même temps qu'il explique le mode d'alimentation de *Frontonia* qui est particulier aux Trichostomes.

En 1922, GOLDSMITH étudie les processus d'ingestion des proies par *Frontonia*.

PÉNARD (1922) observe attentivement *Frontonia leucas*, *Frontonia acuminata* et décrit pour la première fois *Frontonia parvula*. Il détaille soigneusement l'armature pharyngienne de ces espèces. Elle fait aussi l'objet des recherches de WETZEL (1925). Ce dernier ajoute à sa description celle des trichites buccaux et reprend les travaux de TONNIGES (1914). HOOD (1927) pense qu'il n'y a pas lieu de séparer les espèces *Frontonia leucas* et *Frontonia vernalis*; il établit les conditions qui favorisent le développement des Zoochlorelles chez *Frontonia vernalis*. BHATIA et MULLICK (1930) décrivent les membranelles buccales de *Frontonia leucas* et les baguettes internes de la fosse orale.

KLEIN (1930) montre l'existence du « Silberliniensystem » chez *Frontonia leucas* et chez *Frontonia parva* (*Frontonia parvula*). Cet auteur compare leur « système fibrillaire superficiel » à celui de *Nassula* et de *Clathrostoma*. Les images de la région buccale qu'il donne de *Frontonia leucas* et de *Frontonia parva* et qui sont reproduites dans l'ouvrage de HALL (1953) sont inexactes. Les structures à gauche de la cavité orale semblent correspondre aux trois peniculi; il nous paraît impossible de trouver quelque rapport de conformité entre les autres structures dessinées et celles que nous avons examinées.

Aux treize espèces déjà connues, KAHL (1935) ajoute deux espèces nouvelles : *Frontonia algivora* et *Frontonia microstoma*.

BULLINGTON (1939) critique les descriptions de EHRENBURG. Il écrit que les trichocystes situés autour de la bouche apparaissent comme des « bâtonnets pharyngiens ». Il conclut que ce sont eux qui ont conduit EHRENBURG à une erreur d'interprétation; ce dernier les aurait confondues avec des fibres buccales. BULLINGTON retient l'espèce *Frontonia vernalis* assimilée généralement à *Frontonia leucas*. Il pense que la présence de deux vacuoles pulsatiles chez *Frontonia vernalis* permet de distinguer cette espèce de *Frontonia leucas* qui ne possède qu'une vacuole.

En 1949, FAURÉ-FREMIET montre que les membranelles buccales de *Frontonia* sont comparables aux peniculi de *Paramecium* (J. GELEY) et propose de classer ce genre dans les Hyménostomes péniculiens.

Enfin, deux études récentes se rapportent à la morphologie de *Frontonia branchiomæ* (DRAGESCO, 1954) et à l'enkystement de *Frontonia depressa* (STOUT, 1956).

MONOGRAPHIE D'ESPÈCES

Frontonia leucas Ehrenberg, 1838.

CARACTÉRISTIQUES ÉTHOLOGIQUES. — Forme fréquente d'eau douce qui vit en général dans des milieux légèrement putrides; elle se trouve, de préférence, à la surface de la vase noire qui recouvre les fonds tranquilles, cette vase contenant de nombreux débris de tests de Diatomées; elle est abondante au printemps et en automne et supporte de grandes variations de température (+ 2° C — + 29° C).

Ce Cilié peut avaler de grosses proies animales ou végétales, Diatomées (*Nitzschia*, *Navicula*), Rotifères et se nourrit surtout d'une algue filamenteuse, *Oscillatoria prolifera*.

Des individus sont colorés en vert par la présence de Zoochlorelles symbiotiques (*Chlorella vulgaris*) et vivent communément avec des individus qui ne possèdent pas de Zoochlorelles.

Prélèvements. — Région parisienne : Vincennes, Gif-sur-Yvette, Belleville. Région montpelliéraine : Saint-Jean-de-Védas. Région bretonne : Roscoff, Rosporden, île de Batz. Environs de Busigny (Nord).

CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES (Pl. I, fig. 1 et 2). — Le corps est lancéolé, arrondi à ses extrémités, légèrement rétréci en arrière, un peu comprimé sur la face ventrale. Le bord droit est plan ou à peine concave ; le bord gauche est convexe. La longueur varie entre 120 et 500 μ ; la largeur est égale au tiers de la longueur. La bouche, équidistante du pôle antérieur et de l'équateur, occupe le tiers de la longueur pôle antérieur-équateur.

Frontonia leucas possède de longs cils ⁽¹⁾ surtout sur sa pointe postérieure et porte des trichocystes.

Une vacuole pulsatile reçoit 12 canaux rayonnants très longs, disposés par paires ; le pore excréteur est situé dorsalement sur le méridien médian, au niveau de la ligne équatoriale.

APPAREIL NUCLÉAIRE. — L'appareil nucléaire est constitué par un macronucleus ovoïde, allongé, à nucléoles sphériques et par deux micronuclei fusiformes.

Infraciliature somatique. — *Frontonia leucas* a une ciliature très fine et régulièrement très serrée, comportant 110 à 120 cinéties (Pl. I, fig. 1 et 2).

Les cinétosomes sont disposés trois par trois en triangle. Sur un sommet du triangle, un granule argyrophile accompagne un cinétosome et en a l'apparence. Les groupes cinétosomiens et les trichocystosomes alternent régulièrement sur la cinétie et sont équidistants (fig. II).

Les *cinéties ventrales* sont strictement bipolaires, méridiennes, parallèles à la *suture postorale*, ligne médiane passant par l'axe buccal et le pôle antapical. Cependant, trois cinéties qui dessinent le contour du cytotome, à droite, et longent la fosse vestibulaire depuis le pôle apical n'atteignent pas le pôle postérieur ; elles sont interrompues assez près l'une de l'autre par la suture postorale. Nous les appelons *cinéties vestibulaires*. La disposition singulière de leurs cinétosomes permet de les distinguer des autres cinéties somatiques (fig. II).

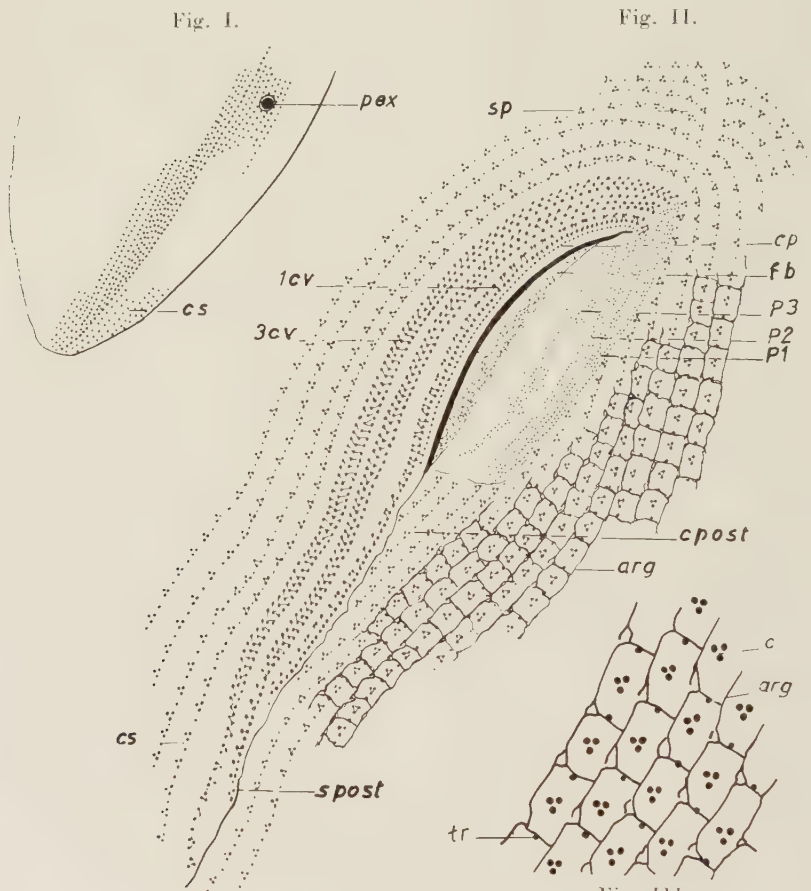
La cinétie vestibulaire la plus profonde est la *première cinétie vestibulaire*. Les groupes de cinétosomes sont semblables à ceux des cinéties somatiques communes, mais, ils sont beaucoup plus serrés que sur ces dernières. Sur la *deuxième* et la *troisième cinétie vestibulaire*, les cinétosomes sont réunis trois par trois par une fine ligne argyrophile suivant un V ouvert vers le pôle antérieur. Ces deux bandes de chevrons et la première cinétie vestibulaire épaisse constituent un ensemble cilié très dense qui n'atteint pas la ligne équatoriale.

A gauche de la suture postorale, huit *cinéties postorales* garnissent le territoire cortical en arrière de la bouche. Trois ou quatre d'entre elles,

(1) Les cils ne sont pas visibles sur les figures où l'on ne distingue que les cinétosomes.

les plus éloignées de la suture, sont tangentes à la cavité péristomienne, à gauche et atteignent le pôle postérieur.

Les *cinéties dorsales* sont aussi nettement bipolaires et méridiennes.



Frontonia leucas.

Fig. I. — Région postérieure de la face dorsale : disposition des cinéties somatiques, *c. s.* ; pore excreteur, *p. ex.*

Fig. II. — Région buccale : argyrome, *arg.* ; cinétie parorale, *c. p.* ; cinétie post-orale, *c. post.* ; cinétie somatique, *c. s.* ; première cinétie vestibulaire, *1c. v.* ; troisième cinétie vestibulaire, *3c. v.* ; fosse buccale, *f. b.* ; peniculi, *P1*, *P2*, *P3* ; *s. p.*, suture préorale ; *s. post.*, suture post-orale.

Fig. III. — Argyrome : argyrome, *arg.* ; cinétosomes, *c.* ; trichocystosome, *tr.* (Imp. *arg.*).

Notons, toutefois, que les cinéties médianes gauches s'arrêtent graduellement, près du pôle antapical, sur une cinétie particulière. Celle-ci qui n'est pas plus apparente que les autres est la quatrième ou la cinquième cinétie à gauche du pore de la vacuole pulsatile (fig. I).

La *suture préorale* n'est pas marquée au niveau de la bouche ; elle est nette au pôle antérieur et passe sur la face dorsale suivant une ligne courbe (Pl. I, fig. 1, 2 et fig. II).

La *suture postorale* est soulignée par une ligne argyrophile sinueuse, interrompue avant le pôle antapical. Cette ligne correspond à celle qui passe par le cytoprocte (Pl. I, fig. 1 et fig. II).

Infraciliature buccale. — Les cinéties vestibulaires limitent à droite une région déprimée qui forme la cavité cytostomienne. Celle-ci est ovale, étirée en pointe aiguë en avant et porte une fosse longitudinale, médiane, étroite qui s'étend sur toute sa longueur (fig. II).

Les micrographies électroniques révèlent que le plancher de cette fosse est une surface plate (Pl. II, fig. 1). Les parois sont abruptes ; le mur droit est garni par un bourrelet fortement argyrophile. Le fond est constitué par une zone de cytoplasme vésiculeux par lequel se fait l'ingestion des proies.

Les structures infraciliaires buccales sont situées de part et d'autre de cette fosse et comportent quatre formations distinctes :

A gauche, trois polycinéties composent les *peniculi* ⁽¹⁾ (P1, P2, P3) ; elles sont parallèles à l'axe longitudinal du Cilié. Le peniculus P1 possède six cinéties très fines, juxtaposées aux cinq cinéties du peniculus P2. Le peniculus P1 semble prolonger les première et deuxième cinéties vestibulaires qui contournent la partie antérieure de la bouche. Le peniculus P3, fusiforme, comprend quatre à cinq cinéties d'inégale longueur.

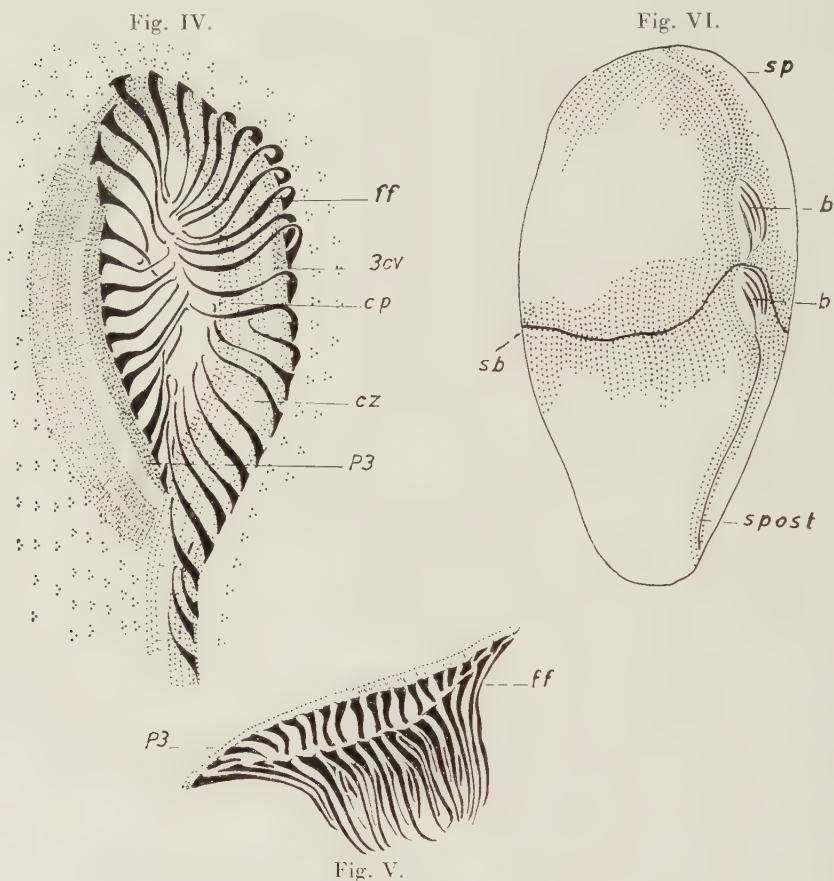
Enfin, la quatrième structure se trouve à droite de la fosse péristomienne. Elle est formée par des cinétosomes très serrés, alignés depuis l'extrémité antérieure de la dépression vestibulaire jusqu'à sa limite postérieure. Cette cinétie est appliquée à la cinétie vestibulaire la plus profonde (première cinétie vestibulaire). Nous l'appelons *cinétie parorale*, en considération des structures ciliaires orales des Ciliés Hyménostomes du type tétrahyménien (FURGASON, 1940).

Appareil fibrillaire buccal. - Des baguettes fibreuses sont disposées sur le pourtour du cytostome et s'enfoncent sous la bouche, dans le cytoplasme vésiculeux. Leur coloration avec le bleu de bromophénol mercurique indique qu'elles sont de nature protéique. Chacune de ces baguettes est un faisceau constitué par les cinétorhizes des cinétosomes des structures ciliées buccales et vestibulaires (fig. IV).

Les cinétorhizes des polycinéties péniculiennes, d'abord parallèles, se groupent en faisceaux. Ceux du côté droit sont formés par les cinétorhizes des cinétosomes des cinéties vestibulaires et de la cinétie parorale.

⁽¹⁾ Le terme *peniculus* a été introduit par J. GELEI utilisant l'une des significations de ce mot qui désigne un pinceau ou une brosse, etc. Nous retenons la signification : brosse. C'est sous cette forme grammaticalement exacte qu'on le retrouve dans la sixième édition de DOFLEIN-REICHENOW (1953, p. 127). WICHTERMANN (1953, p. 45 et suivantes) l'écrivit *penniculus*, sans citer aucune référence qui puisse justifier de cette orthographe.

Les faisceaux, au nombre de 35 à 40, tous égaux en longueur et en épaisseur, pénètrent en profondeur suivant une ligne courbe. Les parties distales s'effilant et convergeant, l'ensemble apparaît comme une « corbeille



Frontonia leucas.

Fig. IV. — Appareil fibrillaire buccal, vu par la face dorsale : cinétie parorale, *c. p.* ; cinétorhizes, *c. z.* ; troisième cinétie vestibulaire, *3c. v.* ; faisceaux fibreux, *f. f.* ; troisième peniculus, *P3*.

Fig. V. — Vue d'ensemble de l'appareil fibrillaire buccal (corbeille) : faisceaux fibreux, *f. f.* ; *P3*, troisième peniculus (Bleu brom. merc.).

Fig. VI. — Figure schématique montrant la grande courbure orale du sillon de bipartition, *s. b.*, entre le proter et l'opisthe ; bouche, *b.* ; suture préorale, *s. p.* ; suture postorale, *s. post.*

sans fond », ovale, dont la hauteur est approximativement égale à la moitié du grand diamètre (fig. V). Vue par sa partie supérieure ou externe, elle rappelle la section transversale passant par la bouche, figurée par TONNIGES (1914), montrant le « Rensenapparat » de *Frontonia leucas*.

Les cinétosomes de la région postérieure des cinéties vestibulaires, région en arrière de la cavité buccale, produisent des cinétorhizes qui forment des faisceaux plus courts, ceux-ci semblent prolonger et renforcer le dispositif fibrillaire péristomien.

Argyrome. — Un réseau argyrophile s'étend sur la pellicule. Les mailles sont rectangulaires, allongées dans le sens des cinéties. Les lignes (argyronèmes) longitudinales dessinent une sinuosité marquée, sorte de boucle ouverte à droite. Un argyronème transversal, équidistant des groupes cinétosomiens, relie les argyronèmes méridiens au niveau de la boucle et constitue le petit côté du rectangle (fig. II et III). La partie centrale de la surface localisée par chaque maille est déprimée et porte un groupe de trois cinétosomes.

Morphogenèse de bipartition. — *Ciliature buccale.* — La duplication homothétique du système ciliaire buccal s'annonce avant toute modification de la ciliature somatique. Elle dépend de la cinétie parorale. L'évolution du champ cinétosomien, formé par la multiplication des cinétosomes de la cinétie parorale, prouve qu'elle est bien la « cinétie stomatogène ».

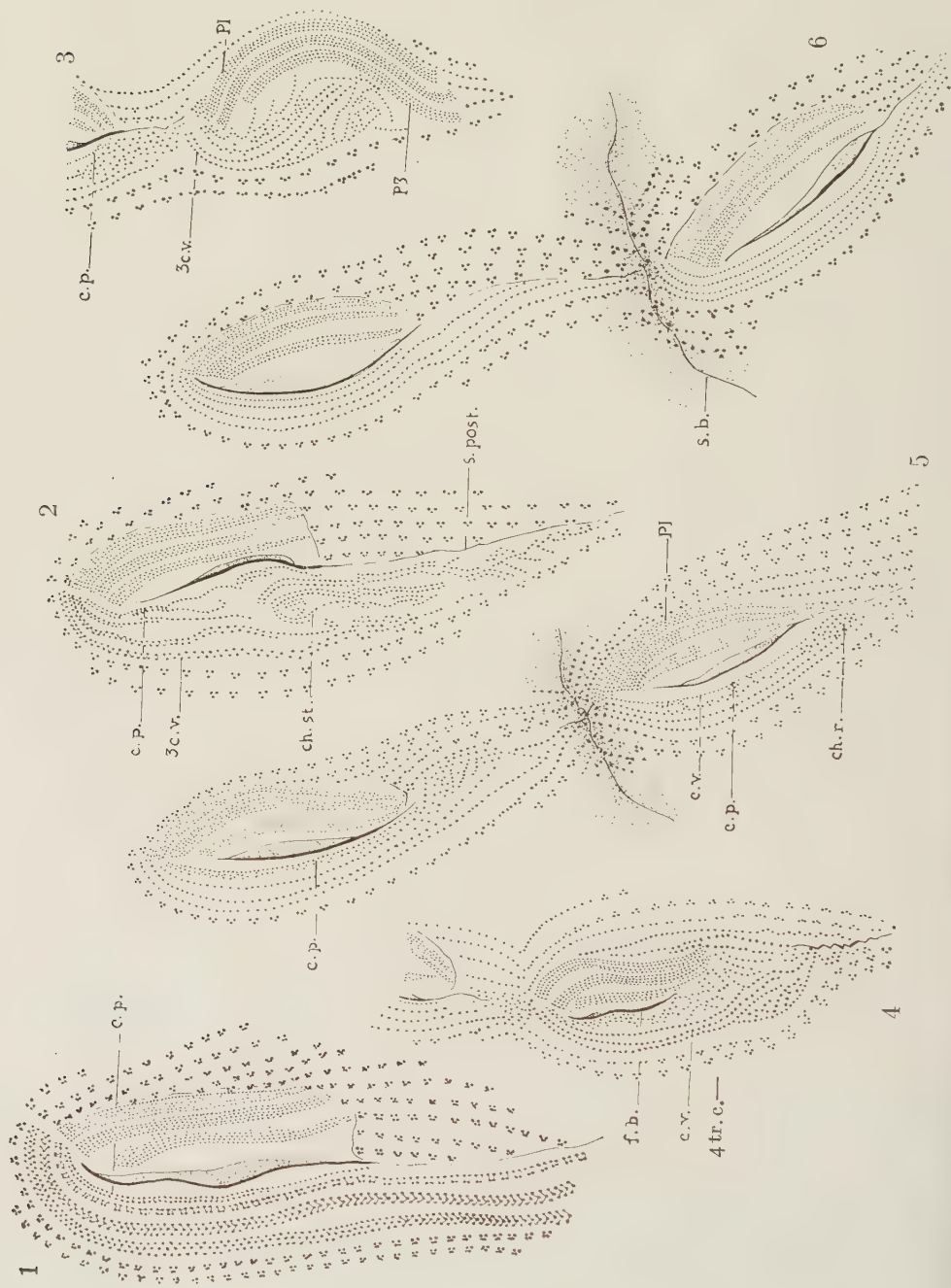
Sur toute sa longueur, les cinétosomes se dédoublent par élinéation, vers la droite et constituent une nouvelle cinétie (fig. VI bis, 1). Un champ cinétosomien résulte des divisions successives des cinétosomes de la cinétie néoformée ; il est étroitement serré entre la cinétie parorale et la première cinétie vestibulaire. Il s'accroît, repousse les cinéties vestibulaires qui commencent à s'allonger et s'ordonne en trois doubles travées (fig. VI bis, 2). Une quatrième travée étant formée ultérieurement, l'ébauche quadripartite qui apparaît, préfigure nettement les quatre structures infraciliaires de l'opisthe.

L'évolution du champ cinétosomien a lieu dans une dépression cuticulaire oblongue ; cette dernière dépend primitivement de l'aire cytomienne. Elle s'étire, s'approfondit et s'agrandit ; elle se déplace le long de la suture postorale, à droite, entraînant l'ébauche ciliaire buccale.

Les cinéties jumelées, situées immédiatement à droite de la suture postorale forment, après élinéation de leurs cinétosomes, le peniculus P1. Le peniculus P2 s'organise en même temps et de la même manière à partir du groupe contigu. Les polycinéties P3 se disposent ensuite (fig. VI bis, 3). Quelques cinétosomes de la quatrième travée élaborent la nouvelle cinétie parorale (fig. VI bis, 3, 4 et 5). La majorité des cinétosomes persistent en arrière de la nouvelle bouche, à la base des cinéties vestibulaires néoformées et peuvent se confondre avec les cinétosomes qui édifient ces dernières. Le champ résiduel disparaît peu à peu, tandis que l'organisation buccale s'achève rapidement (fig. VI bis, 4, 5 et 6). La fosse péristomienne se creuse entre la cinétie parorale et le peniculus P3. Les cils et les cinétorhizes sont produits par les cinétosomes des nouvelles structures orales.

La bouche néoformée est au-dessous et très près de la bouche primitive ; elle est presque tout entière au-dessus de la ligne équatoriale du Cilié (fig. VI).

Dans l'ancienne cavité péristomienne, la cinétie parorale, dépouillée du champ cinétosomien qu'elle a formé, est inchangée ; c'est elle qui assure la continuité de la ciliature buccale (fig. VI bis, 6).



Ciliature somatique. — L'édification des cinéties de l'opisthe résulte de la multiplication des cinétosomes des cinéties anciennes ; celles-ci allongées, se sectionnent suivant la règle de la scission percinétienne. Les cinéties gardent leur autonomie dans le proter et dans l'opisthe ; chacune d'entre elles est identique à sa correspondante dans les deux individus-fils.

Cependant, les processus de bipartition des cinéties vestibulaires ont un caractère particulier. Pour assurer leur analogie dans les descendants, la condition d'homothétie exige un accroissement important et plus rapide que celui des autres cinéties somatiques. En se multipliant activement, les cinétosomes des extrémités postérieures des cinéties vestibulaires permettent leur allongement. Cette reproduction intense commence sur la troisième cinétie vestibulaire et s'étend aux deux autres (fig. VI bis, 2). Elle se fait d'une manière désordonnée ; elle provoque la formation d'une petite plage cinétosomienne à l'extrémité de chacune des cinéties vestibulaires et peut donner l'impression de leur dédifférenciation. Les cinéties vestibulaires s'écartent de la suture postorale en même temps qu'elles s'allongent ; elles laissent la place à l'ébauche cinétosomienne buccale qui est déjà bien avancée. Les cinétosomes progressent vers le pôle antapical, puis s'alignent autour de la nouvelle bouche (fig. VI bis, 3, 4 et 5). Leur agencement est terminé après celui des structures ciliées de la bouche opisthienne. Le sillon de bipartition tardif débute par la face ventrale et à gauche. Il décrit une ligne sinueuse dont la courbure la plus accentuée passe entre les deux bouches juxtaposées. En raison de la position de la bouche néoformée, le sillon remonte vers le pôle antérieur (fig. VI). Il rejoint la ligne équatoriale sur la face dorsale.

Le plan de scission est bien percinétien, mais il est très oblique par rapport au plan médian transversal. Ce mode particulier de segmentation rappelle celui de certains apostomes sur lequel CHATTON et LWOFF ont insisté (1935 b).

Notons que l'étude de l'infaciliature somatique et buccale et des processus morphogénétiques de bipartition ne nous a révélé aucune différence entre les *Frontonia leucas* possédant des Zoochlorelles symbiotiques et celles qui n'en ont pas.

Fig. VI bis. — *Frontonia leucas*. Morphogenèse de bipartition.

1. La cinétie parorale, *c. p.*, se dédouble par élinéation.
2. Le champ stomatogène, *ch. st.*, s'ordonne en trois doubles travées et se déplace le long et à droite de la suture postorale, *s. post.* ; les cinéties vestibulaires s'allongent ; troisième cinétie vestibulaire, *3c. v.*
- 3 et 4. La bouche de l'opisthe s'organise : les cinéties vestibulaires s'ordonnent, *c. v.* ; la fosse buccale s'ébauche, *f. b.* ; les peniculi sont constitués, premier peniculus P1, troisième peniculus P3 ; quatrième travée cinétosomienne, *4tr. c.*
5. Le sillon de bipartition apparaît entre les deux bouches ; la cinétie parorale, *c. p.*, de l'opisthe se dégage de la quatrième travée ; champ résiduel, *ch. r.*
6. Organisation définitive de la bouche de l'opisthe (*Imp. arg.*).

Frontonia marina Fabre-Domergue, 1891.

CARACTÉRISTIQUES ÉTHOLOGIQUES. — Ce cilié vit dans la vase et les sables littoraux recouverts par intermittence par l'eau de mer ; il est abondant aux endroits où le milieu est fortement saprobe, à bactéries sulfureuses constituant un voile épais rose nacré. Il ne possède pas de Zoochlorelles.

Prélèvements. — Nous avons trouvé *Frontonia marina* en abondance, à marée basse, dans les sables des plages de Roscoff, de Concarneau, de l'île de Batz (Finistère), dans les vases du fond de l'Aber de Roscoff, dans les trous sableux des rochers de Concarneau. Les sables des plages de Palavas (Hérault) sont moins riches que les stations précédentes en *Frontonia marina*.

CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES. — Le corps est ovale, ressemblant à celui de *Frontonia leucas*.

La partie antérieure est arrondie, plus élargie que la partie postérieure ; la face ventrale est aplatie. La longueur est variable : 150-600 μ ; la largeur égale les trois huitièmes de la longueur.

La bouche, située comme celle de *Frontonia leucas*, équidistante du pôle antérieur et de l'équateur, occupe le tiers de la longueur pôle antérieur-équateur.

La partie postérieure porte de longs cils. Des trichocystes très serrés sont situés dans le cortex.

Une vacuole pulsatile s'ouvre à l'extérieur par un ou deux pores excréteurs placés sur la ligne médio-dorsale longitudinale et au-dessous de la ligne équatoriale.

APPAREIL NUCLÉAIRE. — *Frontonia marina* possède un macronucleus ovoïde, semblable à celui de *Frontonia leucas* et deux micronuclei.

Infraciliature somatique. — L'infraciliature somatique est très serrée ; elle est constituée par, environ, 120 cinéties méridiennes.

Les cinéties comportent des groupes cinétosomiens identiques à ceux de *Frontonia leucas*. Celles des marges dorso-ventrales sont seules rigoureusement bipolaires ; les autres courent depuis le pôle apical jusqu'à des niveaux graduellement éloignés du pôle antapical. Les cinéties médianes sont les plus courtes sur les deux faces. Les cinéties se disposent en chevrons réguliers suivant l'axe longitudinal ventral ou l'axe longitudinal dorsal. Cet agencement rappelle celui que CHATTON et LWOFF ont décrit chez les Apostomes (1935 b) et qu'ils ont appelé « système sécant ».

A gauche de la suture postorale, sept cinéties postorales atteignent obliquement cette suture (fig. VII).

Les cinéties vestibulaires, à droite de la bouche, sont au nombre de six, très régulièrement ordonnées, interrompues par la suture postorale, très

près l'une de l'autre. La première cinétie vestibulaire arrive au bord inférieur de la dépression cytostomienne ; la sixième, la plus longue, atteint la ligne équatoriale (fig. VII).

Comme chez *Frontonia leucas*, leurs cinétosomes sont ordonnés trois par trois en chevrons et la première cinétie présente les mêmes détails morphologiques. L'ensemble constitue une zone ciliaire uniformément épaisse.

La *suture préorale* est peu nette, visible seulement à quelque distance de la bouche et passe, suivant une ligne courbe, sur la face dorsale. La *suture postorale* est soulignée par une ligne argyrophile qui arrive jusqu'au pôle postérieur.

Infraciliature buccale. — La bouche et ses structures infraciliaires ressemblent à celles de *Frontonia leucas*, nous n'en reprendrons pas la description en détail.

La fosse buccale est limitée par des parois abruptes, celle de droite portant un bourrelet argyrophile très marqué. Le fond est plat ; le cytoplasme sous-jacent est vésiculeux (Pl. II, fig. 1).

Soulignons aussi que les trois *peniculi* sont nettement distincts l'un de l'autre et ont une forme plus élancée que ceux de *Frontonia leucas* (fig. VII). P1 possède six cinéties, P2 en a cinq ; pour P3, leur nombre varie entre quatre et cinq.

La *cinétie parorale* s'étend à la droite de la fosse péristomienne, sur toute sa longueur. Légèrement écartée de la première cinétie vestibulaire, elle apparaît plus nettement que chez *Frontonia leucas* (fig. VII).

Appareil fibrillaire buccal. — Des fibres plongent sous les lèvres orales et forment des faisceaux déliés, égaux en taille, de nature protéique, au nombre de 40 environ. Ils sont constitués, comme chez *Frontonia leucas*, par les cinétorhizes des infrastructures péniculiennes, à gauche, des cinéties vestibulaires et de la cinétie parorale, à droite.

La micrographie électronique d'une membranelle buccale de *Frontonia marina* montre l'union de deux cinétorhizes composant un élément fibrillaire (Pl. II, fig. 3). La « corbeille » (Pl. II, fig. 2) nous a paru plus profonde que celle de *Frontonia leucas*.

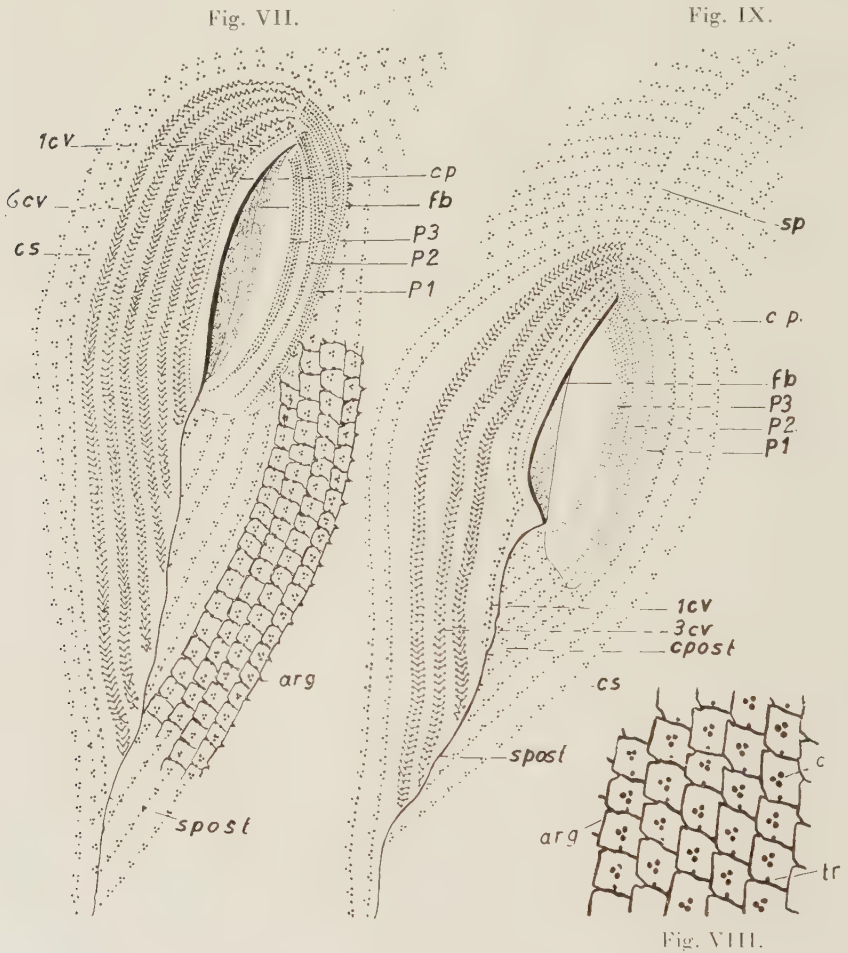
Argyrome. — Les sinuosités dessinées par les argyronèmes longitudinaux chez *Frontonia leucas* se retrouvent chez *Frontonia marina*. L'argyronème transversal relie de même les lignes argyrophiles méridiennes adjacentes.

Cependant, l'argyrome de *Frontonia marina* est un réseau à mailles carrées, assez régulières, dont les angles sont légèrement émoussés par les sinuosités argyroniennes. Un groupe de trois cinétosomes se trouve au centre de chaque carré (fig. VIII).

Morphogenèse de bipartition. — Les processus morphogénétiques de bipartition de la ciliature somatique et de la ciliature buccale sont iden-

tiques à ceux que nous avons décrits pour *Frontonia leucas*. Nous n'avons trouvé aucun élément qui mérite d'être signalé.

Frontonia marina nous apparaît comme une forme très voisine de



Frontonia marina.

Fig. VII. — Région buccale : argyronème, *arg.* ; cinétie parorale, *c. p.* ; cinétie somatique, *c. s.* ; première cinétie vestibulaire, *1c. v.* ; sixième cinétie vestibulaire, *6c. v.* ; fosse buccale, *f. b.* ; peniculi P1, P2, P3 ; suture postorale, *s. post.*

Fig. VIII. — Argyrome : argyronème, *arg.* ; cinétosomes, *c.* ; trichocystosome, *tr.* (Imp. arg.).

Frontonia atra.

Fig. IX. — Région buccale (même légende que ci-dessus).

Frontonia leucas ; mais, elle a été considérée à tort comme une variété de cette dernière (FLORENTIN, 1899). Certains caractères originaux, entre autres, cinéties buccales et cinéties vestibulaires, permettent d'en faire une espèce différente de *Frontonia leucas*.

Frontonia atra Ehrenberg, 1838.

CARACTÉRISTIQUES ÉTHOLOGIQUES. — *Frontonia atra* est un infusoire planctonique des eaux douces, claires, où florissent les *Lemna*. Il est abondant au printemps et en automne ; robuste, il supporte de grandes variations de température ($+ 5^{\circ}\text{C}$ — $+ 27^{\circ}\text{C}$). Il se nourrit de Diatomées (*Nitzschia*, *Navicula*).

Prélèvements. — Mare de la Belle-Gabrielle du Bois de Vincennes, Mare à Piat de la Forêt de Fontainebleau, Jolie-Mare, route de Saint-Rémy-lès-Chevreuse (environs de Paris).

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES. — Le corps est lancéolé. La partie antérieure est arrondie ; la partie postérieure s'effile subitement. *Frontonia atra* possède une teinte noir violacé caractéristique, due à un pigment, plus claire sur les bords antérieurs, sur la pointe, au niveau du cytostome, du noyau et de la vacuole pulsatile. La face dorsale est bombée ; la face ventrale est concave (Pl. I, fig. 5 et 6).

La longueur varie entre 100 et 220 μ ; la largeur maximum, au niveau de la cavité orale, est légèrement supérieure à la moitié de la longueur.

La bouche a son centre situé au tiers antérieur du corps ; sa limite postérieure se trouve un peu au-dessus de la ligne équatoriale. Elle est relativement grande ; sa longueur est égale à la moitié de la distance entre le pôle apical et l'équateur. La présence de trichocystes doit être signalée dans le cytoplasme cortical.

La vacuole pulsatile s'ouvre par de nombreux pores dorsaux (4 à 6), au-dessous de la ligne médiane transverse.

APPAREIL NUCLÉAIRE. — Le macronucleus a une forme ellipsoïdale très élargie, voisine de la forme sphérique. Le micronucleus est unique.

Infraciliature somatique. — Les cinéties sont méridiennes ; leur nombre approximatif est 90. La répartition des cinétosomes est régulière, moins dense que celle de *Frontonia leucas* et de *Frontonia marina* ; leur ordonnance en groupes est analogue.

Les *cinéties dorsales* sont bipolaires ; elles s'infléchissent légèrement pour suivre le profil du corps. Trois ou quatre cinéties médianes, plus courtes que les autres, occupent la zone centrale de la face dorsale. Les cinéties margino-dorsales passent sur la face ventrale où elles viennent rencontrer obliquement la suture postorale. Ainsi, sur la *face ventrale*, les cinéties partant du pôle apical ne parviennent pas au pôle antapical. Les cinéties sont disposées en biais et, comme le sont habituellement les cinéties vestibulaires, elles sont toujours interrompues par la suture postorale.

Frontonia atra possède 7 *cinéties postorales* et 4 *cinéties vestibulaires* dont la physionomie est caractéristique. La première cinétie vestibulaire suit exactement le contour péristomien et s'incurve dans sa région moyenne,

au niveau de la partie postérieure buccale. Ses cinétosomes sont ordonnés quatre par quatre et réunis par de fines lignes argyrophiles qui dessinent des trapèzes isocèles. Les trois autres cinéties vestibulaires ont leurs cinétosomes disposés en chevrons. Toutes les cinéties vestibulaires atteignent la suture postorale au-delà de la ligne équatoriale (fig. IX).

La *suture préorale* est très marquée suivant l'axe méridien du Cilié. La *suture postorale* porte une ligne argyrophile, flexueuse, jusqu'au pôle postérieur.

Infraciliature buccale. — L'aire cytostomienne est grande, acuminée en avant, arrondie en arrière, déjetée vers la gauche, son axe longitudinal ne coïncidant pas avec celui de l'infusoire (fig. IX).

La fosse est longitudinale, étroite et profonde, rejetée sur le côté droit ; sa longueur est inférieure à celle de la dépression buccale. Un bourrelet argyrophile souligne le bord droit et paraît être prolongé par la strie argyrophile de la suture postorale.

Les infrastructures ciliaires sont remarquables par la régularité de leur agencement.

A gauche, les *trois peniculi* s'effilent à leur partie distale et possèdent chacun six cinéties. La disposition de leurs cinétosomes donne l'impression d'une striation oblique de ces organelles. Celles-ci s'emboîtent les unes dans les autres ; leur pointe tapisse le fond de l'infundibulum buccal.

A droite, la *cinétie parorale* comporte 60 cinétosomes environ, régulièrement espacés, s'étendant depuis l'extrémité antérieure de la cavité orale jusqu'aux trois quarts de sa longueur.

Appareil fibrillaire buccal. — Il a la même origine et la même disposition que celui de *Frontonia leucas*.

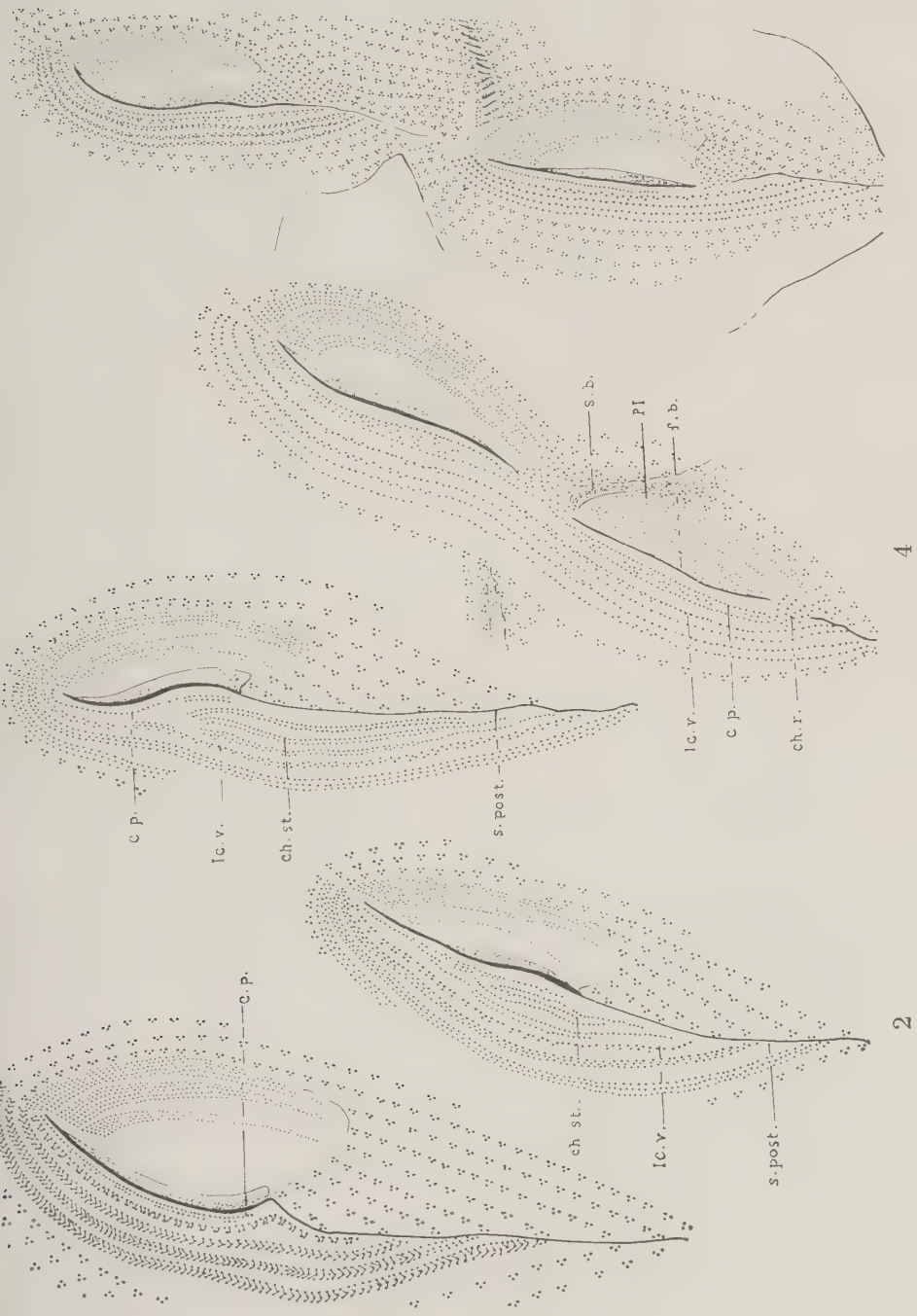
Argyrome. — L'argyrome de *Frontonia atra* ressemble en tout point à celui de *Frontonia leucas*.

Morphogenèse de bipartition. — *Ciliature buccale.* — La cinétie parorale est la cinétie stomatogène. Sur toute sa longueur, les cinétosomes en se multipliant forment une nouvelle cinétie, à droite (fig. IX bis, 1). Celle-ci s'allonge ; ses cinétosomes constituent une ébauche quadri-

Fig. IX bis. — *Frontonia atra*. Morphogenèse de bipartition.

1. La cinétie parorale, *c. p.*, forme une nouvelle cinétie à droite.
2. Le champ cinétosomien stomatogène, *ch. st.*, s'ébauche.
3. Le champ stomatogène, *ch. st.*, s'organise en trois doubles travées.
4. Bouche de l'opisthe en formation : la cinétie parorale, *c. p.*, apparaît à droite de la fosse buccale, *f. b.* ; les cinéties vestibulaires s'incurvent et s'allongent ; première cinétie vestibulaire *1c. v.* ; les trois peniculi sont déjà constitués ; premier peniculus P1 ; le sillon de bipartition, *s. b.*, débute à gauche.
5. Bouche de l'opisthe identique à celle du proter, avant la séparation des individus (Imp. arg.).

partite (fig. IX bis, 2 et 3), à partir de laquelle s'organisent les quatre structures néoformées (fig. IX bis, 4 et 5).



Ciliature somatique. — La duplication homothétique des cinéties vestibulaires ne comporte aucun processus particulier chez *Frontonia atra* et se fait comme celle des autres cinéties somatiques. A l'état quiescent, ces cinéties dépassent la ligne équatoriale ; lors de la bipartition, elles ne subissent pas un accroissement aussi important que celles de *Frontonia leucas* ou *Frontonia marina*. Les cinétosomes qui assurent leur allongement se multiplient d'une manière ordonnée au niveau des cinéties (fig. IX bis, 2 et 3). Celles-ci s'incurvent (fig. IX bis, 4), tandis qu'elles s'allongent et se disposent autour de la bouche nouvelle (fig. IX bis, 5).

Les processus se rapportant à la scission des cinéties vestibulaires et à la stomatogénèse sont plus faciles à suivre que ceux de *Frontonia leucas*. Les images ne sont pas embrouillées par l'éparpillement des cinétosomes des cinéties vestibulaires et par le champ résiduel persistant quelque temps après l'édification de l'infaciliature péristomienne de l'opisthe.

Le sillon de bipartition suit la ligne équatoriale sur la face ventrale et sur la face dorsale.

Frontonia parvula Pénard, 1922.

CARACTÉRISTIQUES ÉTHOLOGIQUES. — Ce petit cilié clair, transparent, vit dans les mousses. Très résistant, il s'enkyste et supporte une sécheresse prolongée. Il sort de son kyste rapidement au contact de l'eau. Nous l'avons trouvé dans des macérations de mousses préalablement desséchées pendant plus de 18 mois et exposées à une température variant entre $+ 10^{\circ}\text{C}$ et $+ 30^{\circ}\text{C}$.

Sa nage est rapide. Il se cache dans les débris végétaux, se pose sur les corps et paraît « marcher » comme certains Hypotriches. Il possède des trichocystes. Il se nourrit de Diatomées, d'Algues (*Oscillatoria prolifera*) et de Levures.

Prélèvements. — Mousses du Parc de Gif-sur-Yvette (Seine-et-Oise), des Gorges de Laniscat (Finistère).

CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES. — Le profil dessine un ovale légèrement déformé, déjeté vers la gauche, plus effilé en arrière qu'en avant. Le corps est aplati dorso-ventralement ; la face ventrale est concave (Pl. I, fig. 3 et 4).

Frontonia parvula est la plus petite espèce du genre (longueur : 60-75 μ , largeur moyenne : 38 μ).

La bouche est située dans le deuxième quart du corps ; son bord inférieur est légèrement au-dessus de la ligne équatoriale.

Une grande vacuole pulsatile, dépourvue de canaux radiaires, s'ouvre par un pore excréteur, au centre de la face dorsale.

APPAREIL NUCLÉAIRE. — Le macronucleus a la forme d'un ellipsoïde tronqué à une des extrémités du grand diamètre. La partie émoussée porte une encoche dans laquelle est logé l'unique micronucleus sphérique.

Infraciliature somatique. La ciliature est légère. Les cinéties sont espacées, au nombre de 40 environ. Les groupes cinétosomiens sont répartis régulièrement, assez éloignés les uns des autres sur le même méridien et alternent sur deux cinéties voisines. Les cinéties sont nettement bipolaires et méridiennes.

Les *trois cinéties vestibulaires* (fig. X), apparemment, sont différentes des autres cinéties somatiques. Leurs cinétosomes sont très serrés, disposés trois par trois, en triangle. La première cinétie vestibulaire contourne le bord antérieur de la bouche et s'arrête sur sa limite postérieure. La deuxième suit le même trajet, mais est plus longue que la première. La troisième s'étend le long de la suture postorale jusqu'à la moitié de sa longueur ; interrompt vers la partie moyenne de la cavité buccale, elle est représentée par quelques groupes cinétosomiens à la région apicale.

Les *cinéties postorales* sont courtes, au nombre de trois.

La *suture préorale* est bien marquée. La *suture postorale* porte une ligne argyrophile prolongeant le bourrelet péristomien.

Infraciliature buccale. — La cavité buccale est grande par rapport aux dimensions du Cilié ; elle occupe presque le quart de la surface ventrale. Elle est plus profonde que chez les autres espèces ; le côté gauche est beaucoup plus oblique. La fosse est rejetée vers la droite et ne s'étend que sur les deux tiers antérieurs du cytostome (fig. X).

Les *peniculi P1 et P2* atteignent le bord postérieur de la bouche ; le *peniculus P3* est plus court, il a la même longueur que le sillon et ne comporte que deux ou trois cinéties.

La *cinétie parorale* est bien visible auprès de la première cinétie vestibulaire et ne dépasse pas la fosse buccale.

Appareil fibrillaire buccal. — Les faisceaux formés par les cinétorhizes des infrastructures buccales nous ont paru plus nombreux (50 à 55) et plus fins que dans les autres espèces.

Argyrome. — Un réseau à mailles carrées recouvre *Frontonia parvula* et rappelle celui de *Frontonia marina*. Les groupes cinétosomiens sont au centre de chaque carré. L'ensemble offre un aspect très régulier (fig. X et fig. XI).

Frontonia acuminata Ehrenberg, 1833.

CARACTÉRISTIQUES ÉTHOLOGIQUES. — Cet infusoire d'eau douce vit habituellement avec *Frontonia leucas*. Les observations rapportées pour cette dernière (voir p. 440) sont valables pour *Frontonia acuminata*.

Prélèvements. — Bassin du Parc municipal de Gif-sur-Yvette, Mare de la Belle-Gabrielle du Bois de Vincennes, Jolie-Mare, route de Saint-Rémy-lès-Chevreuse (environs de Paris).

Fig. X.

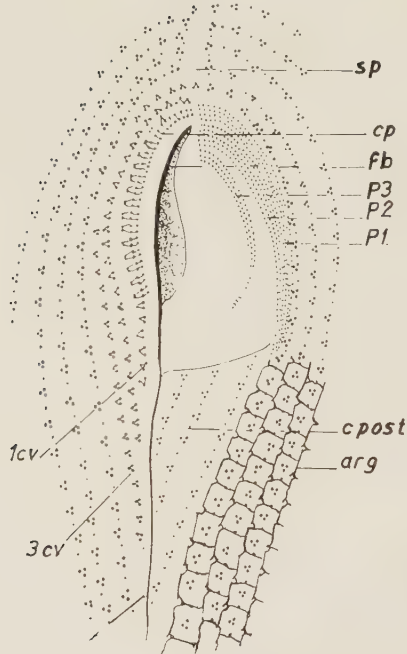


Fig. XII.

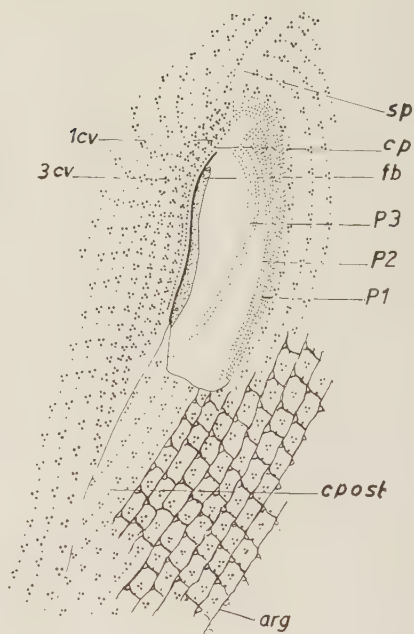


Fig. XI.

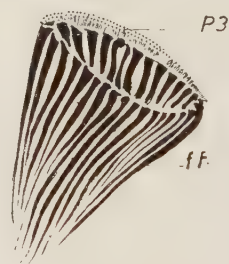


Fig. XIII.

Frontonia parvula.

Fig. X. — Région buccale : argyronème, *arg.* ; cinétique parorale, *c. p.* ; cinétique post-orale, *c. post.* ; première cinétique vestibulaire, *1c. v.* ; troisième cinétique vestibulaire *3c. v.* ; fosse buccale, *f. b.* ; peniculi, P1, P2, P3 ; *s. p.*, suture préorale.

Fig. XI. — Argyrome : argyronème, *arg.* ; cinétosomes, *c.* ; trichocystosome, *tr.* (Imp. *arg.*).

Frontonia acuminata.

Fig. XII. — Région buccale (même légende que ci-dessus).

Fig. XIII. — Appareil fibrillaire buccal (corbeille) : *f. f.*, faisceaux fibreux, troisième peniculus P3 (Bleu brom. merc.).

CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES. — Le corps, de couleur grisâtre, a la forme d'un écusson, obtus en avant, comprimé dorso-ventralement (Pl. I, fig. 7 et 8). Les bords sont très plats ; la face dorsale est bombée au centre ; la face ventrale est concave.

La longueur est variable : 90-120 μ ; la largeur correspond, à peu près, aux deux tiers de la longueur.

La bouche est relativement grande et s'éloigne du pôle apical ; sa limite inférieure est près de la ligne équatoriale ; sa longueur est égale aux deux tiers de la distance entre l'extrémité antérieure et l'équateur.

Des trichocystes sont situés dans le cortex. Une vacuole pulsatile sub-équatoriale possède un ou deux pores excréteurs et est dépourvue de canaux radiaires.

APPAREIL NUCLÉAIRE. — Le macronucleus est massif, ovoïde. Le micronucleus sphérique, volumineux, est encastré dans une dépression du macronucleus.

Infraciliature somatique. — L'infraciliature somatique est lâche ; elle est disposée en 60 cinéties environ. L'intervalle de deux groupes cinétosomien d'une même cinétie est plus grand, presque le double, que celui de deux cinéties consécutives.

Les *cinéties dorsales* sont bipolaires. Les *cinéties ventrales*, dont six *cinéties postorales*, s'interrompent graduellement sur la suture postorale (Pl. I, fig. 7 et 8).

Les *cinéties vestibulaires*, au nombre de quatre, ne contournent pas la bouche comme dans les autres espèces ; elles sont symétriques des polycinéties péniculiennes par rapport au méridien médian (fig. XII). La première cinétie vestibulaire est courte et atteint tout juste le bord buccal inférieur. La deuxième et la troisième se confondent en une seule cinétie vers la partie apicale ; avec la quatrième cinétie vestibulaire, elles se prolongent au-delà de la ligne équatoriale et s'arrêtent, près l'une de l'autre, sur la suture postorale.

La *suture préorale* est peu marquée. La ligne argyrophile soulignant la *suture postorale* arrive au pôle postérieur.

Infraciliature buccale. — La fosse et son bourrelet argyrophile sont déjetés à droite et ne s'étendent que sur la partie moyenne de la bouche oblongue (fig. XII).

Les *peniculi* (P1, P2, P3) s'étalent largement sur le territoire oral ; le peniculus P3 le traverse en diagonale. Le peniculus P1 a la forme d'une crosse, semble prolonger les cinéties vestibulaires et comme le peniculus P2 comporte six longues cinéties. Quatre cinéties composent le peniculus P3.

Les cinétosomes de la *cinétie parorale* s'alignent à droite de la bouche, très près de la première cinétie vestibulaire et sur les trois quarts de sa longueur.

Appareil fibrillaire buccal. — Nous pouvons affirmer que cet appareil a la même origine et la même structure que celui des autres espèces

Trente ou trente-deux faisceaux, quelques-uns plus minces du côté droit et à la partie postérieure du péristome, constituent une « nasse » dont la forme conique et étirée est caractéristique de *Frontonia acuminata* (fig. XIII).

Argyrome. — Les mailles de l'argyrome sont rectangulaires, allongées suivant les cinéties et possèdent un groupe cinétosomien en leur centre (fig. XII).

Frontonia elliptica Beardsley, 1902.

CARACTÉRISTIQUES ÉTHOLOGIQUES. — Cette espèce vit habituellement dans les eaux saumâtres et supportant des degrés variés de salinité peut se trouver dans les eaux marines. Elle se nourrit de Diatomées.

Prélèvements. — Étang de Ker Anouat, près de Trévignon (Finistère) (salinité : 10/1.000).

CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES (fig. XIV). — Le profil elliptique, arrondi aux extrémités, présente une partie antérieure légèrement concave à droite et plus étalée que la partie postérieure.

Frontonia elliptica mesure approximativement 200 μ de longueur et 80 μ de largeur. Sa bouche est située dans le premier tiers du corps. Sa cuticule est garnie de trichocystes.

Le pore excréteur de la vésicule pulsatile est dorsal, au niveau d'un plan subéquatorial.

APPAREIL NUCLÉAIRE. — Le micronucleus unique, sphérique, est volumineux. Sa taille de 8,5 μ environ (fig. XIV), exceptionnelle parmi les formes du genre *Frontonia* est une caractéristique essentielle de cette espèce (KAHL, 1930). A l'état quiescent, le micronucleus s'incruste dans une cavité en cupule du macronucleus ; celui-ci est massif, ovoïde, sa partie élargie abritant le micronucleus.

Infraciliature somatique. — La ciliature est fine, régulière et constituée, à peu près, par 95 cinéties.

Les *cinéties ventrales*, à droite de la *suture postorale*, sont interrompues par cette dernière ; à gauche, elles sont parallèles à cette suture. Les *cinéties vestibulaires*, au nombre de cinq, ont leurs cinétosomes nettement disposés en groupes triangulaires et serrés (fig. XV). La première, vers l'arrière, dépasse de quelques groupes cinétosomiens le bord droit du cytostome ; les trois suivantes s'allongent progressivement jusqu'à la suture postorale, la dernière atteint la ligne équatoriale du Cilié.

Quatre *cinéties postorales* complètent la ciliature ventrale.

Les *cinéties dorsales* sont parallèles entre elles jusqu'au pore excréteur ; en arrière de celui-ci, elles se disposent suivant un « système sécant ».

La *suture préorale* est peu marquée, tandis que la *suture postorale* appa-

raît plus évidente grâce à la ligne argyrophile sinueuse qui, prolongeant le bourrelet buccal, se termine au pôle postérieur (fig. XV).

Infraciliature buccale. — Les caractères de l'infraciliature buccale, particuliers aux espèces du groupe, se retrouvent chez cet infusoire (fig. XV). Les *peniculi* *P1* et *P2* possèdent six cinéties, *P3* n'en comporte

Fig. XIV.

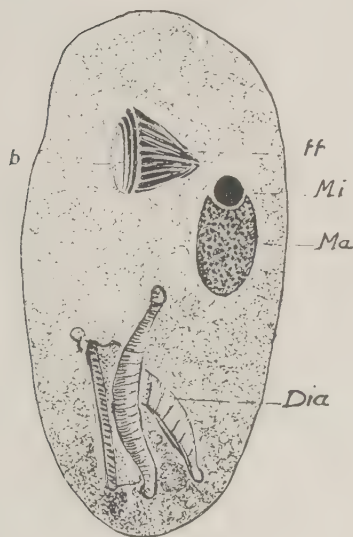


Fig. XV.

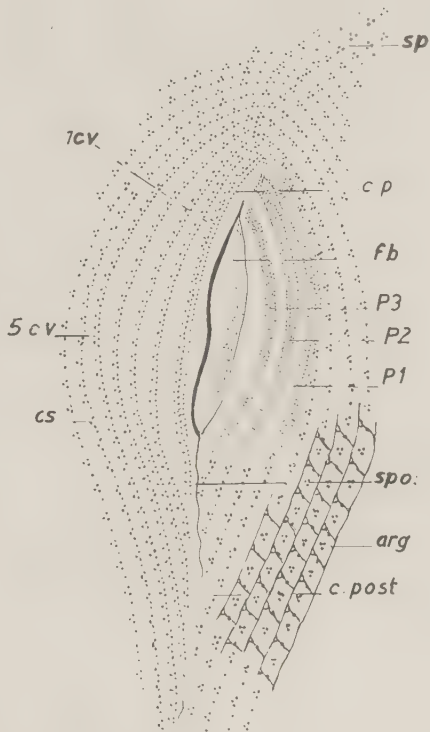
*Frontonia elliptica*.

Fig. XIV. — Face ventrale : bouche, *b.* ; faisceaux fibreux, *f. f.* ; Diatomées ingérées, *Dia.* ; *Ma*, macronucleus ; *Mi.*, micronucleus (glycémalon).

Fig. XV. — Région buccale : argyronème, *arg.* ; cinétie parorale, *c. p.* ; cinétie postorale, *c. post.* ; cinétie somatique, *c. s.* ; première cinétie vestibulaire, *1c. v.* ; cinquième cinétie vestibulaire, *5c. v.* ; fosse buccale, *f. b.* ; peniculi, *P1*, *P2*, *P3* ; suture préorale, *s. p.* ; suture postorale, *s. post.* (Imp. *arg.*).

que cinq. La *cinétie parorale*, comme les structures péniculiennes parvient jusqu'à la limite postérieure de la bouche.

Appareil fibrillaire buccal. — Cet appareil est clairement du « type *Frontonia* » (fig. XIV).

Argyrome. — L'aspect de l'argyrome est le même que celui de *Frontonia leucas* (fig. XV et III).

CONCLUSION

L'identité des structures buccales et l'uniformité des processus morphogénétiques montrent que les formes que nous considérons comme des espèces du genre *Frontonia* constituent un groupe homogène.

Des caractéristiques éthologiques et morphologiques que nous avons retrouvées, servaient à la diversification des espèces. Celle-ci est précisée par les caractères de l'infaciliature somatique ; ceux des cinéties vestibulaires sont si nets et si particuliers qu'ils nous permettent de distinguer facilement les différentes espèces. Les détails des structures ciliées et fibrillaires de la bouche servent aussi à compléter cette spécification.

GENRE *Disematostoma* Lauterborn, 1894

HISTORIQUE

Ce genre a été créé pour l'espèce *Disematostoma bütschlii* qui appartient à la faune hivernale des eaux douces.

FAURÉ-FREMIET (1924) décrit *Disematostoma (Leucophrys) tetraedrica*. KAHL (1926) retrouve *Disematostoma bütschlii* dans les eaux du Rhin supérieur, confirme la description de LAUTERBORN, ajoute quelques détails. Il découvre aussi, dans les herbes, une nouvelle forme, plus petite, qu'il appelle *Disematostoma minor* (*Disematostoma bütschlii*, variété *minor*). Plus tard, il classe les trois espèces dans la famille des *Frontoniidæ* (1935).

FAURÉ-FREMIET (1949) montre que la ciliature buccale de *Disematostoma tetraedrica* comporte trois polycinéties péniculiennes.

À côté des trois espèces connues, J. GELEI (1954) place trois espèces nouvelles : *Disematostoma frontoniiforme*, *Disematostoma invallatum*, *Disematostoma colpidioides*.

Nous ne connaissons pas d'autres travaux se rapportant au genre *Disematostoma*.

Monographie de l'espèce

Disematostoma tetraedrica Fauré-Fremiet, 1926.

CARACTÉRISTIQUES ÉTHOLOGIQUES. — C'est un cilié planctonique, vivant dans les eaux douces, froides et claires dont la température est voisine de $+9^{\circ}\text{C}$ et qui ne supporte pas une température supérieure à $+12^{\circ}\text{C}$. Il apparaît à la surface de l'eau par temps brumeux (ou lumière diffuse). Sa nage est maladroite, ses mouvements sont irrégulièrement oscillatoires. Il se nourrit de Diatomées (*Navicula*, *Nitzschia*). Il possède des Zoochlorelles symbiotiques (*Chlorella vulgaris*).

Prélèvements. — Nous n'avons trouvé cet infusoire qu'en novembre et décembre, au Bassin du Parc municipal de Gif-sur-Yvette (Seine-et-Oise).

CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES. — *Disematostoma tetraedrica* a une silhouette caractéristique, tétraédrique, due à la face dorsale qui

est relevée en carène (fig. XVI). Le pôle apical correspond à la partie élargie, dirigée en avant au cours de la nage, et porte la bouche. Le pôle antapical est la pointe bilobée parcourue par un sillon superficiel.

La longueur est de 100-120 μ ; la largeur maximum apicale égale, à peu près, la moitié de la longueur. La bouche est proximale (40-45 μ) (Pl. I, fig. 9). *Disematostoma tetraedrica* porte des trichocystes.

Huit longs canaux excréteurs, radiaires, se réunissent pour former la vacuole pulsatile dont le pore excréteur est situé à la base de la carène dorsale, légèrement déjeté sur sa droite, au niveau de la ligne équatoriale (Pl. I, fig. 10 et fig. XVII).

Fig. XVI.

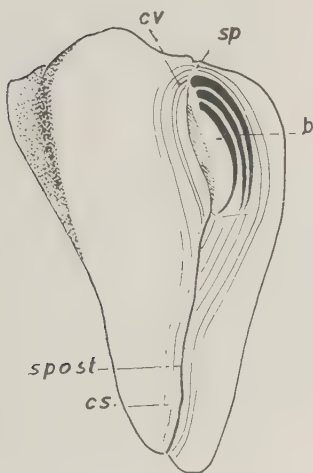
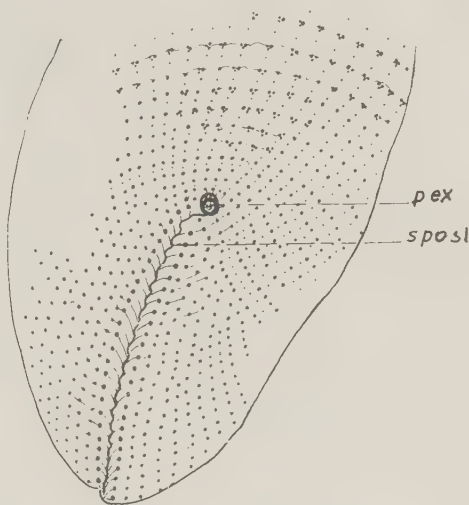


Fig. XVII.



Disematostoma tetraedrica.

Fig. XVI. — Figure schématique de la face ventrale : bouche, *b.* ; cinétie somatique, *c. s.* ; cinétie vestibulaire, *c. v.* ; suture préorale, *s. p.* ; suture postorale, *s. post.*

Fig. XVII. — Région postérieure dorsale : pore excréteur, *p. ex.* ; suture postorale, *s. post.* et cinétosomes alignés constituant le « peigne » (Imp. arg.).

APPAREIL NUCLÉAIRE. — L'appareil nucléaire est constitué par un macronucleus en forme de boudin et un micronucleus sphérique.

Infraciliature somatique. — L'infraciliature est serrée ; cet infusoïre possède 80 cinéties environ, schématiquement méridiennes.

Les *cinéties ventrales* vont d'un pôle à l'autre ; cependant, trois *cinéties vestibulaires* et quatre *cinéties postorales* font exception : les premières qui longent la bouche à droite depuis le pôle apical s'arrêtent à des hauteurs différentes sur la suture postorale et à sa droite, les deuxièmes, d'inégale longueur, sont localisées entre la limite postérieure de la dépression buccale et la gauche de la suture postorale (fig. XVIII). Immédiate-

ment à côté d'elles, des cinéties bipolaires s'infléchissent pour contourner la zone péristomienne.

Les *cinéties dorsales* sont bipolaires dans leur ensemble, néanmoins, les cinéties médianes n'atteignent pas le pôle postérieur. Les cinéties très proches de l'axe longitudinal sont les plus courtes, ne dépassent pas la moitié antérieure du Cilié et recouvrent la carène dorsale ; les autres s'allongent à mesure qu'elles se rapprochent des cinéties marginales et s'affrontent obliquement, en chevrons, suivant le méridien médian (système sécant). Un cinétosome, paraissant plus gros que les autres sur les imprégnations, se trouve à l'extrémité distale de chacune de ces cinéties, de part et d'autre de l'axe des chevrons. Cinquante cinétosomes, environ, sont ainsi disposés en file double, scalariforme, en arrière du pore excréteur, jusqu'au pôle antapical (fig. XVII). L'ensemble correspond au « peigne » décrit par KAHL, chez *Disematostoma bütschlii*, formé par des cils rigides, serrés, recourbés vers l'arrière et « paraissant fonctionner comme des organes thigmotactiles ». L'auteur considère ce « peigne » comme la caractéristique principale du genre.

Les cinétosomes groupés trois par trois, en triangle, sont relativement espacés sur les cinéties. Les groupes sont au même niveau sur les cinéties adjacentes. A première vue, des cinéties annulaires paraissent entourer le pôle antérieur (Pl. I, fig. 9 et 10). L'illusion est provoquée par l'arrangement serré des cinéties, par l'écartement des groupes cinétosomiens et par leur disposition régulière sur une ligne transversale. Une ligne argyrophile sinueuse réunit les groupes d'une cinétie à l'autre et accentue cette illusion (fig. XVIII). La disposition fondamentale de la ciliature somatique en cinéties méridiennes est maintenue.

L'ordonnance des groupes cinétosomiens est constante et typiquement régulière sur les trois cinéties vestibulaires et permet de les distinguer des autres cinéties somatiques (fig. XVIII).

La *suture postorale* est soulignée par une strie fortement argyrophile qui, par le sillon postérieur, contourne le pôle antapical. Elle se prolonge ensuite sur la face dorsale jusqu'au pore de la vacuole pulsatile, en passant par la ligne d'affrontement des cinéties et en partageant ainsi le « peigne » (fig. XVII).

Infraciliature buccale. — Les cinéties vestibulaires limitent la cavité buccale, à droite. Celle-ci occupe un peu plus du tiers antérieur de la face ventrale ; elle rejoint le pôle apical suivant une ligne en ovale effilé ; son bord postérieur est parallèle à la ligne équatoriale (fig. XVIII). Une fosse médiane, étroite, s'ouvre sur toute sa longueur ; elle est peu profonde et sa paroi droite porte une ligne argyrophile épaisse.

De part et d'autre de la fosse, se trouvent les structures ciliées buccales : à gauche, les trois *peniculi*, à droite, la *cinétie parorale*.

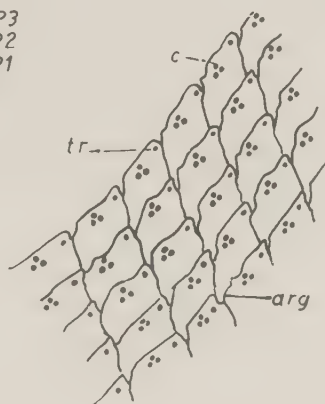
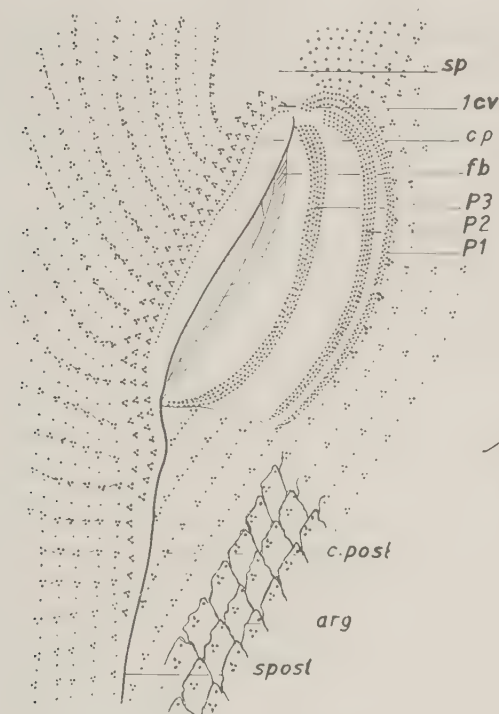
Les polycinéties péniculiennes sont parallèles et de direction antéro-postérieure. Le groupe le plus externe, P1, dessine une crosse en avant et comporte généralement trois rangées de cinétosomes serrés. L'autre

groupe, P2, qui est étroitement appliqué au précédent, possède quatre rangées de cinétosomes ordonnés de la même manière. Le troisième, P3, est un faisceau de quatre à cinq cinéties ; il est plus long que P1 et P2 et vient tapisser, en le contournant, l'arrière de l'infundibulum buccal.

La quatrième structure, la *cinétie parorale*, est constituée par des cinétosomes qui s'étendent depuis l'extrémité antérieure de la cavité

Fig. XVIII.

Fig. XIX.



Disematostoma tetraedrica.

Fig. XVIII. — Région buccale : argyronème, *arg.* ; cinétie parorale, *c. p.* ; cinétie postorale, *c. post.* ; première cinétie vestibulaire, *1c. v.* ; fosse buccale, *f. b.* ; péniculi, P1, P2, P3 ; suture préorale, *s. p.* ; suture postorale, *s. post.*

Fig. XIX. — Argyrome : argyronème, *arg.* ; cinétosomes, *c.* ; trichocyste, *tr.* (Imp. *arg.*).

péristomienne jusqu'aux deux tiers de sa longueur. Elle est immédiatement au-dessous de la première cinétie vestibulaire.

Appareil fibrillaire buccal. — Les parois limitant l'échancrure péristomienne sont striées par des fibres qui se réunissent en faisceaux ; leur ensemble forme un tronc de cône. Ces fibres sont les cinétorhizes des cinétosomes des structures ciliaires buccales (Pl. IV, fig. 4).

Du côté gauche, les cinétorhizes des polycinéties péniculiennes se

dirigent parallèlement vers la fosse ; au niveau du plancher, elles constituent des faisceaux. D'abord épais à leur partie proximale, ils s'effilent ensuite tandis qu'ils pénètrent profondément dans l'endoplasme, jusqu'à la moitié postérieure du corps.

Du côté droit, les faisceaux sont plus courts et plus fins que les précédents. Ils sont formés par les cinétorhizes des cinétosomes de la cinétie parorale et des cinéties vestibulaires qui constituent huit à dix faisceaux intracytoplasmiques.

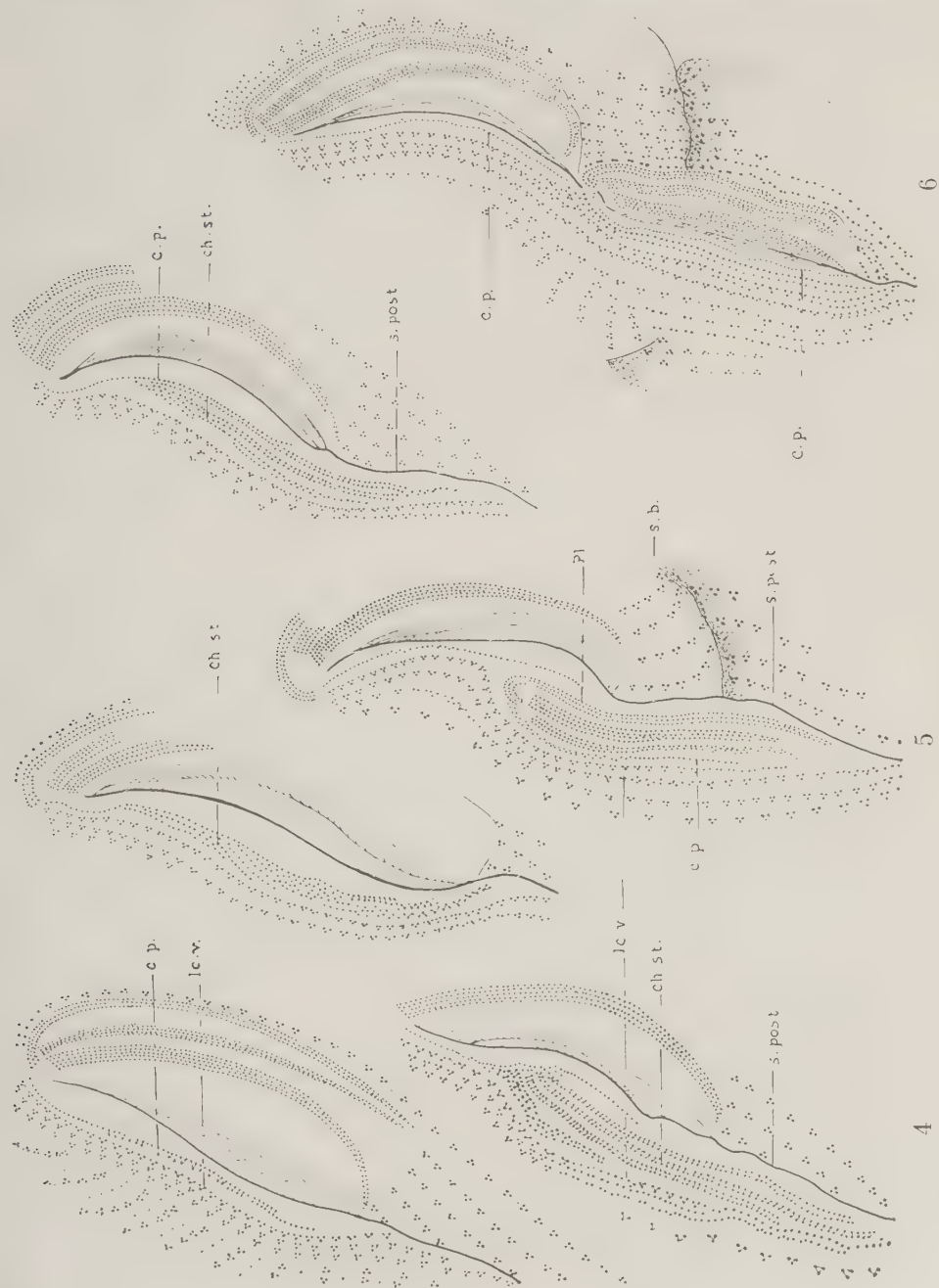
Argyrome. — Des lignes argyrophiles soulignent les cinéties et dessinent un quadrillage régulier sur la pellicule de *Disematostoma tetraedrica* (fig. XVIII et XIX). Les lignes méridiennes sont flexueuses et passent à la droite des groupes cinétosomiens ; elles forment une encoche angulaire au niveau de chaque trichocystosome, celui-ci équidistant des groupes de cinétosomes, et le contournent. Un argyronème transversal unit le sommet de l'encoche à l'argyronème longitudinal voisin, à gauche. L'ensemble figure des parallélogrammes dont les longueurs correspondent aux méridiens du cilié et les largeurs aux anastomoses transversales. Les groupes cinétosomiens sont situés près et au milieu des côtés les plus longs ; un angle est occupé par un trichocystosome.

Morphogenèse de bipartition. — *Ciliature buccale.* — La néogenèse buccale se fait à partir des cinétosomes de la cinétie parorale. L'ébauche de la nouvelle ciliature péristomienne commence, en effet, par la multiplication de ses cinétosomes. A l'exception des quinze à vingt cinétosomes antérieurs qui paraissent ne se multiplier jamais, les autres cinétosomes de la cinétie parorale forment une nouvelle cinétie, à sa droite, par un processus d'élinéation (fig. XIX bis, 1). La cinétie néoformée s'allonge vers l'arrière de la bouche et constitue, en même temps, un champ ciliaire qui s'accroît en forme de fuseau, entre la cinétie parorale et la première cinétie vestibulaire (fig. XIX bis, 2). A partir de ce champ, trois groupes de cinéties jumelées s'isolent et se déplacent tout le long de la suture post-orale et à sa droite (fig. XIX bis, 3). Chacun d'eux a un aspect scalariforme ;

Fig. XIX bis. — *Disematostoma tetraedrica*. Morphogenèse de bipartition.

1. Elinéation de la cinétie parorale, *c. p.* ; les cinétosomes antérieurs ne se multiplient pas.
- 2 et 3. Le champ cinétosomien stomatogène, *ch. st.*, néoformé, s'ordonne en trois doubles travées et glisse vers le pôle postérieur, à droite de la suture post-orale, *s. post.*
4. La quatrième travée cinétosomienne apparaît dans le champ stomatogène, *ch. st.* ; les cinéties vestibulaires s'incurvent et s'allongent ; première cinétie vestibulaire 1*c. v.*
5. La cinétie parorale, *c. p.*, et les trois peniculi sont formés dans la bouche de l'opisthe ; premier peniculus P1 ; le sillon de bipartition, *s. b.*, ne sectionne encore que les cinéties ventrales gauches.
6. Bouche du proter et de l'opisthe ; le sillon de bipartition équatorial et percinétien s'approfondit et s'étend (Imp. arg.).

les cinétosomes sont disposés régulièrement par paires et réunis par une desmose argyrophile. Un quatrième groupe apparaît (fig. XIX bis, 4). L'ensemble comporte alors quatre travées cinétosomiennes à peu près parallèles. Elles évoluent dans une fossette résultant de la dépression



de la surface cuticulaire ; cette fossette s'agrandit tout en restant longtemps en rapport avec la cavité vestibulaire.

Le modelage progressif des nouvelles structures ciliaires orales permet de suivre facilement leurs destinations respectives. Les doubles lignes cinétosomiennes se transforment très vite par élinéation (fig. XIX *bis*, 5). La travée immédiatement à droite de la suture postorale s'incurve en crosse et représente le peniculus P1 ; le peniculus P2 s'organise en même temps. Le groupe de cinéties P3 vient contourner la partie postérieure de la nouvelle fosse vestibulaire, isolée complètement de celle du proter. Enfin, la nouvelle cinétie parorale qui est celle de l'opisthe, se différencie à partir des cinétosomes du quatrième champ ciliaire. Il faut noter que la majorité des cinétosomes de ce quatrième champ dégénèrent, après l'élaboration de la cinétie parorale.

La fente péristomienne s'ouvre plus tard entre la polycinétie P3 et la cinétie parorale (fig. XIX *bis*, 6), tandis que les cinétosomes des structures néoformées produisent leur cil et leur cinétorhize.

La cinétie parorale primitive ne s'est pas allongée ; elle demeure inchangée après sa duplication initiale, à la limite du champ ciliaire dont elle se dégage à mesure que ce dernier progresse vers le pôle postérieur.

L'organisation du nouveau cytostome est déjà bien avancée quand les signes précoces de la bipartition du système ciliaire somatique se manifestent.

Ciliature somatique. — La multiplication localisée des cinétosomes sur le segment équatorial permet l'allongement régulier de toutes les cinéties somatiques qui seront sectionnées au niveau de l'équateur. La disposition et le nombre des cinéties se retrouvent intégralement dans le proter et dans l'opisthe.

Les cinéties vestibulaires s'allongent de la même manière que les autres cinéties somatiques, quand les processus de bipartition s'annoncent. Elles s'incurvent profondément, laissant la place à l'ébauche buccale et s'ordonnent ensuite autour de la bouche nouvelle (fig. XIX *bis*, 5 et 6).

Un indice de sillon transversal devient perceptible au niveau des cinéties ventrales, très près du péristome, à gauche (fig. XIX *bis*, 5). Il se révèle par une courbure légère et progressive des cinéties. DE PUYTORAC (1954) a observé de pareilles images chez les Ciliés astomes. Le sillon s'étend ensuite sur la face dorsale et n'intéresse qu'en dernier lieu les cinéties ventrales droites (fig. XIX *bis*, 6).

La réorganisation buccale et somatique est terminée et le sillon s'approfondit ; la séparation du proter et de l'opisthe a lieu suivant un plan nettement équatorial.

CONCLUSION

Disematostoma tetraedrica fait bien partie de la famille des Frontoniidæ (KAHL, 1935). Il n'est plus question d'appeler ce cilié *Leucophrys tetraedrica*. Le rattachement au genre *Leucophrys* n'aurait été justifié

que par des caractères d'Hyménostomes tétrahyméniens qu'il ne possède pas.

Il est intéressant de signaler que *Disematostoma tetraedrica* offre de nombreuses images évoquant celles de *Frontonia atra* : les infrastructures buccales et les processus de la stomatogenèse ont d'étroites ressemblances.

De plus, l'appareil fibrillaire buccal, par sa forme conique, rappelle celui de *Frontonia acuminata*.

GENRE *Frontoniella* Wetzel, 1927.

Frontoniella complanata est la seule espèce de ce genre. Nous n'avons pu étudier ce Cilié, mais, les descriptions qu'en a données WETZEL, nous engageant à le ranger, comme KAHL (1935) et HALL (1953), près du genre *Frontonia*.

Il ressemble beaucoup à *Frontonia acuminata* ; il s'en distingue toutefois par l'irrégularité de son profil, par le nombre et la disposition de ses cinéties vestibulaires.

La connaissance de ce cilié est incomplète. WETZEL donne peu de précision au sujet des membranelles buccales et ne parle pas des structures fibrillaires pharyngiennes.

GENRE *Clathrostoma* Pénard, 1922.

En décrivant *Clathrostoma viminale*, PÉNARD estime que seule la forme de la « corbeille » buccale peut éloigner cette espèce de *Frontonia*. KAHL (1926) découvre *Clathrostoma pseudo-paramecium*, crée la famille des *Clathrostomidæ* et la range parmi les Trichostomes, comme il le fait, à tort, pour la famille des *Parameciidæ* (1935). Cette classification est maintenue par HALL (1953). Pourtant, KAHL (1935) a émis l'hypothèse que les fibres buccales de *Clathrostoma* pourraient bien être semblables à celles de *Frontonia*, après les avoir comparées à celles des *Nassulidæ* (Gymnostomes).

Cette hypothèse nous paraît fondée. Il est probable que les « lanières » intracytoplasmiques de PÉNARD, « reliées à la surface par une fine palissade » (KAHL, 1926), soient formées par les cinétorhizes des polycinéties buccales. Les fibres sont ici plus longues et plus incurvées que chez *Frontonia* ; par leur souplesse, elles nous paraissent analogues à celles de *Disematostoma tetraedrica*. Nous pensons pouvoir en déduire qu'elles ont la même origine et la même structure.

Clathrostoma doit être classé par les Hyménostomes péniculiens. Des recherches complémentaires permettront de placer ce genre soit dans la famille des *Frontoniidæ*, soit dans la famille des *Clathrostomidæ*. Si l'opinion de KAHL est juste, la famille des *Clathrostomidæ* doit être bien près de celle des *Frontoniidæ*.

CHAPITRE II

FAMILLE DES *STOKESIIDÆ*, N. FAM.

Cette famille ne comporte qu'un seul genre : le genre *Stokesia*.

GENRE *Stokesia* Wenrich, 1929.

HISTORIQUE

WENRICH (1929) crée le genre pour la seule espèce *Stokesia vernalis* dont il fait la première étude monographique ; celle-ci est restée jusqu'à nos jours l'unique document détaillé se rapportant à ce cilié.

Stokesia vernalis avait été déjà signalé par WANG, en 1920, sous le nom *Cyclotrichium vernalis*. WENRICH prouve qu'il ne peut appartenir au genre *Cyclotrichium* (Gymnostome) et donne les raisons justifiant sa place parmi les Trichostomes, dans la famille des *Chiliferidæ*.

KAHL (1930) le classe aussi dans l'ordre des Trichostomes. Cependant, *Stokesia vernalis* est réuni aux Infusoires faisant l'objet du chapitre intitulé *Incertæ sedis*, traité après le chapitre des *Trichopelmidæ*. Plus tard, l'auteur en fait une espèce voisine de *Leucophrys tetrædrica* (*Disematostoma tetrædrica*) de la famille des *Frontoniidæ*.

La présence de deux peniculi est constatée par FAURÉ-FREMIET (1949) qui entrevoit la lignée orthogénétique : *Paramecium* → *Stokesia* → *Disematostoma* → *Frontonia*.

HALL (1953) admet la dernière classification de KAHL.

Monographie de l'espèce
Stokesia vernalis Wenrich, 1929.

CARACTÉRISTIQUES ÉTHOLOGIQUES. — Cette espèce est peu fréquente. Planctonique, elle vit dans les eaux douces froides et claires. Sa nage est rapide, irrégulière, saccadée.

Les conditions biologiques qu'elle exige sont semblables à celles qui sont nécessaires à *Disematostoma tetrædrica* ; toutefois, *Stokesia vernalis* nous a paru plus sensible aux variations de température et dès lors plus fragile.

Ce cilié se nourrit de Péridiniens et d'Algues. Il possède des Zoochlorelles symbiotiques qui lui donnent une légère coloration verte. WENRICH a observé des kystes.

Prélèvements. — Lac des Minimes à Vincennes, au mois de janvier, Lac du Bois de Boulogne, au début du printemps (environs de Paris).

CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES. — Le corps a la forme d'un cône dont les angles de la base et du sommet sont arrondis. La base est dirigée en avant au cours de la nage et correspond à la partie apicale ; le sommet est le pôle antapical. Il est plus imagé de comparer la forme de *Stokesia vernalis* à celle d'un cœur (Pl. III, fig. 1 et fig. XX).

Le diamètre apical est plus grand que l'axe antéro-postérieur. Le premier mesure 100-160 μ ; le second n'a que les trois quarts de cette longueur.

Une dépression ventrale, un peu à gauche du plan médian longitudinal, figure extérieurement un triangle très allongé (Pl. III, fig. 1). Il s'étend depuis l'extrémité antérieure jusqu'au-dessous de la ligne médiane transversale à laquelle le « petit côté » est parallèle. La bouche occupe plus des trois quarts de cette dépression dont la partie proximale, dépourvue d'organes ciliées, peut être assimilée à un sillon préoral. Très étroite et superficielle en avant, la bouche s'élargit et s'approfondit progressivement. La paroi qui la limite en arrière est abrupte ; ses parois latérales s'incurvent en profondeur, élargissent le fond de la cavité cytostomienne et simulent deux lèvres en surface.

Stokesia vernalis porte des trichocystes. Sa vacuole pulsatile est située à la partie postérieure et reçoit six canaux collecteurs. Les pores excréteurs s'ouvrent en dessous de l'équateur, sur la marge gauche de la face dorsale ; leur nombre varie de deux à six (Pl. III, fig. 2).

APPAREIL NUCLÉAIRE. — Il comporte un macronucleus ovoïde et deux à quatre micronuclei vésiculeux.

Infraciliature somatique. — La ciliature est fine et régulière. Les cinétosomes très serrés constituent de très nombreuses cinéties (Pl. III, fig. 1 et 2).

La *suture postorale* qui permet de situer facilement les cinéties a une disposition caractéristique. Marquée par une ligne argyrophile qui se trouve dans le prolongement de la lèvre droite, elle passe par l'axe du cytoprocte et borde le plan médian longitudinal du cilié. Elle atteint le pôle antapical au niveau duquel elle s'infléchit vers la droite. La suture contourne le pôle en décrivant un S (fig. XXI). Puis, suivant une ligne courbe et sinueuse, elle remonte la face dorsale sur le côté gauche. Elle longe à droite les pores excréteurs et s'arrête au-dessus de la ligne équatoriale.

La *suture préorale* dessine une courbe sur la zone apicale et correspond, en avant de la bouche, au court sillon oral.

Les *cinéties ventrales* courent d'une extrémité à l'autre du cilié ; nous pouvons dire, en faisant abstraction de la forme particulière du corps, qu'elles sont méridiennes et bipolaires. Elles affrontent la suture préorale et sont parallèles à la suture postorale.

Six à huit *cinéties postorales* suivent pareillement cette suture (fig. XXII).

De part et d'autre de la gouttière péristomienne, quelques cinéties ventrales tapissent les deux lèvres buccales, à l'extérieur et à l'intérieur de la cavité. Les cinéties intérieures ne présentent apparemment aucune particularité ; leurs cinétosomes sont disposés comme sur les autres cinéties ; ils sont plus serrés sur les cinéties profondes ; ils ne sont jamais ordonnés en groupes comme ils le sont chez *Frontonia* et chez *Disemato-*

stoma. Cependant, nous appellerons ces cinéties, *cinéties vestibulaires*, en les rapprochant de celles qui sont situées dans le vestibule de *Paramecium*

Fig. XX.

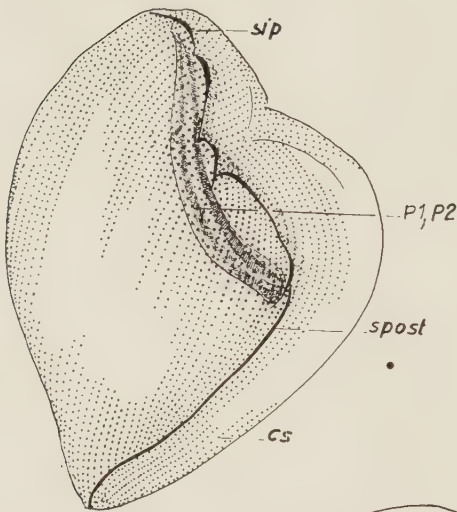


Fig. XXI.

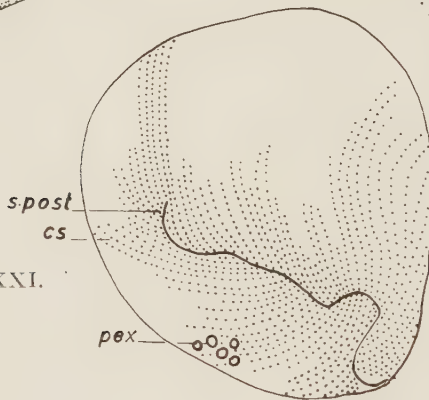


Fig. XXII.

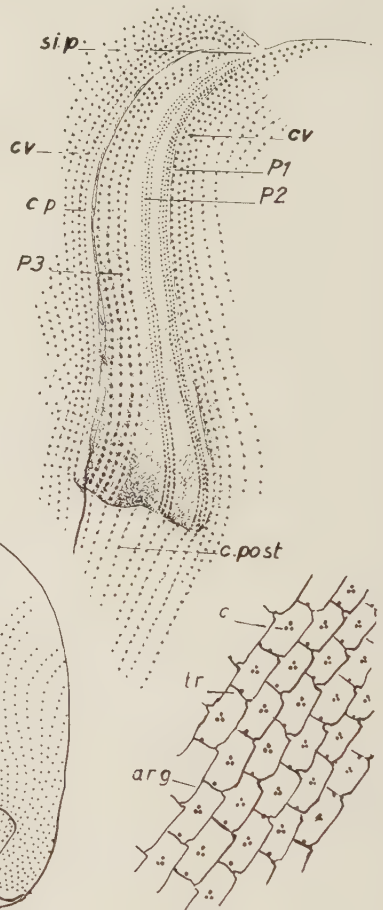


Fig. XXIII.

Stokesia vernalis.

Fig. XX. — Figure schématique : disposition des cinéties somatiques, *c. s.* ; peniculi, vus en transparence, dans la dépression ventrale, P1, P2 ; sillon préoral, *si. p.* ; suture postorale, *s. post.*

Fig. XXI. — Figure schématique du pôle postérieur : *c. s.*, cinéties somatiques ; pores excréteurs, *p. ex.* ; suture postorale, *s. post.*

Fig. XXII. — Région buccale : cinétie parorale, *c. p.* ; cinéties postorales, *c. post.* ; cinéties vestibulaires, *c. v.* ; peniculi, P1, P2, P3 ; sillon préoral, *si. p.*

Fig. XXIII. — Argyrome : argyronème, *arg.* ; cinétosomes, *c.* ; trichocystosome, *tr.* (Imp. arg.).

(selon J. GELEI, 1954) ⁽¹⁾, vestibule qui serait préfiguré, chez *Stokesia*, par la cavité limitée par les deux lèvres. La lèvre droite porte cinq à huit cinéties vestibulaires qui sont interrompues par la suture postorale, très près de la bouche.

Divergeant de la région antérieure, élargie du cilié, les *cinéties dorsales* atteignent la suture postorale à des niveaux différents (fig. XXI). La courbure, la disposition dissymétrique de la suture par rapport à l'axe médian et l'inclinaison des cinéties vers cette dernière déterminent une palmure ciliée, déjetée à gauche, sur la face dorsale.

Notons que la ciliature somatique de *Stokesia vernalis* rappelle celle de *Disematostoma invallatum* (J. GELEI, 1954).

Infraciliature buccale. — Quatre structures infraciliaires sont situées dans la dépression buccale, au-dessous des lèvres vestibulaires. Elles s'étendent depuis le sillon oral jusqu'à la limite postérieure de la cavité (fig. XXII).

Sur la paroi gauche, deux groupes de trois cinéties parallèles composent les *peniculi P1 et P2*.

Sur le plancher, quatre cinéties, plus écartées les unes des autres que les cinéties précédentes et d'aspect différent, constituent le troisième *peniculus P3*.

Sur la paroi droite, des cinétosomes très serrés forment la *cinétie parorale* qui longe la cinétie vestibulaire la plus profonde.

Argyrome. — Les mailles argyromiennes dessinent des mailles rectangulaires, petites qui circonscrivent les cinétosomes (fig. XXIII).

Morphogenèse de bipartition. — La rareté de ce cilié ne nous a pas permis de suivre le déroulement des processus morphogénétiques. Les quelques stades que nous avons observés prouvent toutefois que l'évolution de l'infraciliature buccale et somatique de *Stokesia vernalis* ressemble à celle de *Disematostoma tetraedrica*.

Ciliature buccale. — La cinétie parorale est la cinétie stomatogène. Un champ résulte de la multiplication de ses cinétosomes (fig. XXIV) et constitue une ébauche quadripartite (fig. XXV) de laquelle sont modelées les quatre structures ciliaires buccales. Les *peniculi P1 et P2* sont formés les premiers à partir des deux travées cinétosomiennes gauches ; le *peniculus P3* est organisé avec les cinétosomes de la troisième travée. La cinétie parorale résulte plus tardivement de la quatrième.

Ciliature somatique. — L'apparition du sillon de bipartition percinétien, nettement transversal, est la dernière phase de la morphogenèse ciliaire ; elle conclut la duplication homothétique de la ciliature somatique qui paraît ne présenter aucune particularité.

⁽¹⁾ Voir aussi au chapitre III, genre *Paramecium*, p. 473.

CONCLUSION

Les structures ciliaires buccales et les processus morphogénétiques de bipartition permettent d'affirmer que *Stokesia vernalis* est un Hyménostome pénicilien qui a des ressemblances avec *Disemastoma tetraedrica*.

Fig. XXV.

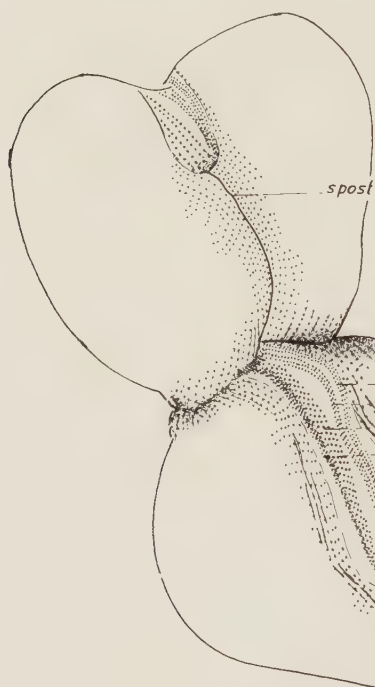
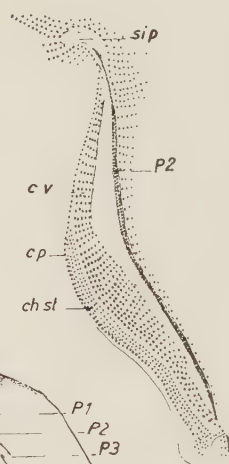


Fig. XXIV.



Stokesia vernalis.

Fig. XXIV. — Vue latérale droite de la cavité buccale : champ stomatogène, *ch. st.*, formé à droite de la cinétie parorale, *c. p.* ; cinéties vestibulaires, *c. v.* ; peniculus, P2 ; sillon préoral, *si. p.*

Fig. XXV. — Bouche de l'opisthe en formation : quatrième travée du champ stomatogène, *ch. st.* ; cinéties vestibulaires, *c. v.* ; peniculi formés, P1, P2 ; troisième peniculus ébauché, P3 (Imp. arg.).

Cependant, il nous semble erroné de ranger cette espèce dans la famille des *Frontoniidæ*. L'aspect particulier du troisième peniculus pourrait paraître insuffisant pour l'éloigner de cette famille, mais trois caractères sont essentiels et concernent la bouche et les cinéties vestibulaires. Premièrement, *Stokesia vernalis* ne possède pas de « fosse » orale dont la paroi droite est garnie par un bourrelet à crêtes argyrophiles ; ce cilié a un

cytostome précédé d'un sillon oral ébauché et situé dans la dépression ventrale. Deuxièmement, les parois ciliées qui délimitent la bouche à droite et à gauche forment des lèvres ; l'étroite cavité resserrée par ces dernières simule un « vestibule », préfigurant celui des *Parameciidæ*. Troisièmement, l'organisation des cinéties vestibulaires est différente de celles des *Frontoniidæ* ; chez *Stokesia vernalis*, ces cinéties se distinguent difficilement des autres cinéties somatiques.

A ces caractères importants, s'ajoute l'ordonnancement singulier des cinéties somatiques et de la suture postorale.

La création pour *Stokesia vernalis* d'une nouvelle famille, des *Stokesiidæ*, nous paraît nécessaire ; celle-ci est intermédiaire entre la famille des *Frontoniidæ* et la famille des *Parameciidæ*.

CHAPITRE III

FAMILLE DES *PARAMECIIDÆ* KENT, 1881

Cette famille contient les formes possédant un sillon ventral qui s'étend depuis la gauche de la région antérieure jusqu'à la droite de la région médiane. KAHL (1930) en élimine certains genres. Le genre *Paramecium* serait le représentant unique de cette famille (KAHL, 1935 et WICHTERMAN, 1953).

GENRE *Paramecium* Hill, 1752.

HISTORIQUE

Paramecium est l'objet d'innombrables travaux depuis sa découverte, en 1674, par VAN LEEUWENHOEK. Après la monographie de KALMUS (1931), l'important ouvrage de WICHTERMAN (1953) réunit les documents parus jusqu'à ces dernières années. L'histoire du genre et des espèces, la classification, la morphologie et la cytologie de *Paramecium* sont exposées clairement. Les études spécialisées concernant les phénomènes nucléaires ou se rapportant à des problèmes de génétique, de biochimie et de physiologie sont analysées et résumées.

Rappelons brièvement que HILL (1752) crée le genre, que MÜLLER (1773) en fait la première description et présente d'excellentes figures de *Paramecium aurelia*. En 1833, EHRENBURG découvre de nombreuses espèces, en particulier, *Paramecium aurelia*. Dans son traité de 1859-1878, STEIN donne de remarquables caractéristiques du genre, utilisées actuellement.

WENRICH (1928) établit la discrimination des huit principales espèces basée sur la forme du corps et le nombre, la taille, les particularités de macronucleus, du micronucleus ou des micronuclei (micronucleus du « type vésiculeux » ou du « type compact »).

LIEBERMANN (1929) décrit la ciliature somatique des différentes espèces.

Les travaux se rapportant à la morphologie buccale sont nombreux et variés. Leur confrontation est laborieuse et donne peu de certitude. Longtemps, les descriptions sont incomplètes, imprécises et discordantes. L'image de la bouche que nous en dégagons est d'autant plus confuse que des noms différents s'appliquent à des

structures identiques. Après une longue suite d'études, les figures et les exposés relativement récents de J. GELEI sont enfin clairs et complets.

Nous abrégeons la liste de ces travaux et, suivant un ordre chronologique, nous nous bornons à citer les auteurs dont les investigations nous ont paru le plus en rapport avec les nôtres.

MAUPAS (1883) décrit pour la première fois les différentes parties du péristome et sa ciliature. Il indique une « membrane ondulante » formée de nombreuses rangées de cils, mais constituant un ensemble homogène.

HERTWIG (1889) voit aussi ces stries ciliaires. S'intéressant le premier aux processus de la stomatogénèse, il montre que la bouche nouvelle se forme par « bourgeonnement » de la bouche primitive, pendant la division et la conjugaison. Il pense que les membranelles néoformées sont produites par division des anciennes.

MAIER (1903) observe deux zones de membranelles et appelle la membranelle antérieure la « membrane ondulante ».

REES (1922) et WETZEL (1925) donnent quelques détails topographiques supplémentaires et confirment l'existence de la « membrane ondulante » ⁽¹⁾. Mais, celle-ci est niée par BOZLER (1924 *a* et *b*), par J. GELEI (1925), par KAHL (1930) et KALMUS (1931). A sa place, ces auteurs décrivent une épaisse structure constituée par des cils courts et serrés.

J. GELEI apporte successivement des précisions. Chez *Paramecium nephridium* (1925) et *Paramecium caudatum* (1932 et 1954), il définit le vestibule, le cytopharynx, indique fidèlement la disposition des stries ciliaires dans le vestibule. Il désigne sous le nom « peniculus motorikus » ou peniculus, l'épaisse brosse ou pinceau de cils que les auteurs antérieurs appelaient « membrane ondulante ». A sa droite, il signale la présence de quatre autres stries ciliaires, la « Vierermembran » ou « Viertelrige membran » ou « membrane quadripartite » et l'« endoral membran » ou « membrane endorale ». De plus, il note que le peniculus de *Paramecium caudatum* se décompose en huit stries ciliaires et celui de *Paramecium bursaria* en onze stries ciliaires. Ses observations l'amènent à discuter la situation du genre *Paramecium* classé, à tort, dans les Trichostomes.

J. GELEI (1925) rapporte qu'un réseau de fibrilles sous-pelliculaires tapisse la paroi droite, nue, du vestibule et le cytopharynx. Il pense que ces « Rippenstreifen » sont des tonofibrilles individualisées, sans granule ciliaire, et sont en relations avec des fibrilles parcourant la surface du corps. Il retrouve l'appareil fibrillaire œsophagien de BOZLER (1924 *a* et *b*).

Observant *Paramecium multimicronucleatum*, LUND (1933) confirme les premiers travaux de J. GELEI. Il voit huit rangées de cils au peniculus, mais, il ne mentionne ni la membrane quadripartite, ni la membrane endorale ; il ne décrit que plus tard les quatre stries ciliaires (1941).

LUND signale un appareil fibrillaire oral, le « pharyngo-œsophageal network » formé par les granules basaux disposés en lignes circulaires autour du pharynx et de l'œsophage. Il observe les fibres déjà décrites par BOZLER et les appelle « post-œsophageal fibrils » et représente, en outre, des fibrilles para-œsophagiennes (para-œsophageal fibrils) (1933).

MAST (1947) approfondit l'étude de la topographie buccale et des mouvements de la vacuole digestive, sur les individus vivants.

FAURÉ-FREMIET (1949), utilisant la technique d'imprégnation argentique, distingue la membrane quadripartite, le peniculus ventral, le peniculus dorsal et propose de classer le genre parmi les Hyménostomes péniculiens.

YUSA (1955) confirme que *Paramecium* est un Hyménostome péniculien et fait (1957) une description des organelles buccales comparable à celle que nous avons donnée (1956 *a*). Il analyse quelques mécanismes de la stomatogénèse.

Les micrographies électroniques de EHRET et POWERS (1957), chez *Paramecium bursaria*, vérifient les observations de YUSA et les nôtres. Ces auteurs concluent ensuite que la fixité du nombre des stries ciliaires du peniculus chez les espèces du « groupe aurelia » constitue un caractère intéressant pour les séparer des espèces du « groupe bursaria » (classification de WOODRUFF, 1921).

⁽¹⁾ La « membrane ondulante » des anciens auteurs n'a aucun rapport avec la membrane ondulante (U. M.) définie par FERGASON (1940) dans le type tétrahyménien. Elle désigne, ici, l'ensemble des structures ciliées buccales.

Monographie des espèces
Paramecium aurelia Müller, 1773.

CARACTÉRISTIQUES ÉTHOLOGIQUES. — C'est un cilié commun des eaux douces, planctonique, abondant dans les milieux légèrement putrides. Il se nourrit surtout de bactéries, mais aussi de levures et d'algues.

Il vit facilement en milieux de cultures bactériens et abactériens. Les éléments exigés pour son développement ont été déterminés (WAGTENDONK, CONNER, MILLER et RAO, 1953).

CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES. — Le corps est fusiforme ; la partie antérieure est plus élargie que la partie postérieure (Pl. III, fig. 3 et 4).

Les dimensions varient considérablement suivant la nutrition et les phases du cycle de vie. La longueur est approximativement 120-170 μ ; la largeur égale le tiers de la longueur.

Un sillon oral s'étend depuis le pôle apical jusqu'à l'ouverture buccale : celle-ci, un peu déviée à gauche, est immédiatement subéquatoriale, à droite de la ligne antéro-postérieure. La bouche possède un vestibule, s'enfonce dans le cytoplasme suivant une ligne sigmoïde, vers l'arrière et aboutit dans une vacuole digestive.

L'extrémité postérieure porte des cils plus longs que ceux des autres régions. Des trichocystes sont dans le cytoplasme cortical.

Une vacuole pulsatile est située dans le premier quart du corps et une autre dans le dernier quart. Chacune reçoit huit canaux radiaires courts et s'ouvre à l'extérieur par un pore excréteur.

APPAREIL NUCLÉAIRE. — L'appareil nucléaire comporte un macronucleus compact, ellipsoïdal, au centre du corps et deux micronuclei, du « type vésiculeux » (WENRICH), mesurant 3 à 5 μ , placés contre la membrane macronucléaire.

Nous avons étudié particulièrement *Paramecium aurelia*, variété 4, stock 51, provenant de la collection de T. M. SONNEBORN.

Infraciliature somatique. — Les cinétosomes, groupés trois par trois en triangles, sont répartis uniformément en cinéties méridiennes.

Sur la *face dorsale*, les cinéties sont bipolaires (Pl. III, fig. 4). Sur la *face ventrale*, elles se disposent en obliques par rapport à l'axe antéro-postérieur du corps ; leur obliquité s'accroît à mesure qu'elles s'éloignent de la marge dorso-ventrale. Une disposition caractéristique des cinéties apparaît : cinéties dissymétriques par rapport à la suture préorale, cinéties symétriques par rapport à la suture postorale, immédiatement en arrière de la bouche. Un examen attentif révèle que les cinéties ventrales droites viennent affronter la suture pré-orale suivant un angle aigu (voisin de 25°) et que les cinéties gauches sont perpendiculaires sur cette même suture près du péristome, puis s'inclinent progressivement vers elle en s'éloignant de la bouche, l'angle d'affrontement étant toujours supérieur à 45°. La

suture postorale est parallèle aux cinéties droites et forme un angle légèrement inférieur à 45° avec les cinéties gauches. Elle a la même inclinaison

Fig. XXVI.

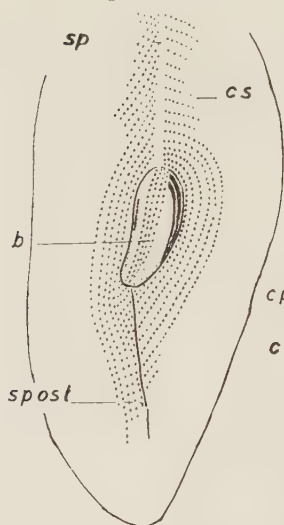


Fig. XXVII.

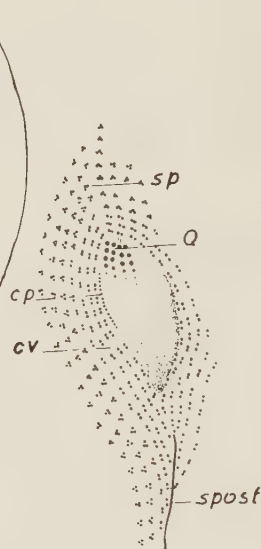


Fig. XXVIII.

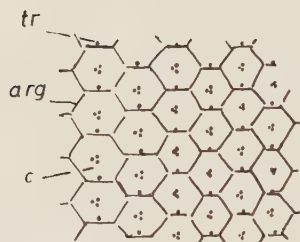
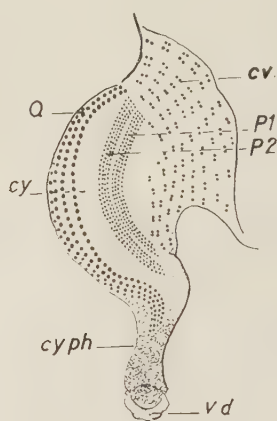


Fig. XXX.

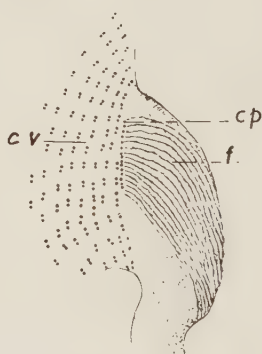


Fig. XXIX.

Paramecium aurelia.

Fig. XXVI. — Figure schématique de la région buccale : bouche, *b.* ; disposition des cinéties somatiques, *c. s.*, par rapport aux sutures préorale, *s. p.*, et postorale, *s. post.*

Fig. XXVII. — Vue latérale droite de la cavité buccale : cinétie parorale, *c. p.* ; cinéties vestibulaires, *c. v.* ; quadrulus, *Q.* ; suture préorale, *s. p.* ; suture postorale, *s. post.*

Fig. XXVIII. — Vue latérale gauche de la cavité buccale : cinéties vestibulaires, *c. v.* ; cytopharynx, *cyph.* ; peniculi, *P1, P2* ; quadrulus, *Q.* ; vacuole digestive, *v. d.*

Fig. XXIX. — Appareil fibrillaire buccal : cinétie parorale, *c. p.* ; cinéties vestibulaires, *c. v.* ; fibres, *f.*

Fig. XXX. — Argyrome : argyronème, *arg.* ; cinétosomes, *c.* ; trichocystosome, *tr.* (Imp. arg.).

vers les *cinq cinéties postorales*, à droite ; elle devient, ainsi, l'axe de symétrie du système sécant qui résulte (fig. XXVI).

En se rapprochant de la région orale, les cinéties s'incurvent de plus en plus et dessinent avec exactitude le contour lancéolé du cyostome. Entraînées dans la dépression vestibulaire, elles s'ordonnent en arc de cercle, s'emboîtant les uns les autres, de chaque côté de l'ouverture buccale. Elles décroissent en longueur graduellement en s'enfonçant dans le vestibule. L'ensemble de ces *cinéties vestibulaires* offre un aspect régulier ; les cinétosomes sont jumelés sur les cinéties vestibulaires profondes. Le passage des cinéties somatiques communes aux cinéties vestibulaires est inapparent ; il est difficile d'établir la limite entre les deux sortes (fig. XXVIII).

La *suture préorale* est large, rectiligne, méridienne, s'étendant depuis la bouche jusqu'au pôle antérieur qu'elle contourne. La *suture postorale* est oblique, parallèle au bord droit du corps et soulignée par une strie faiblement argyrophile qui correspond à la ligne cytoproctale.

Infraciliature buccale. — L'infraciliature buccale est constituée par quatre structures : *deux peniculi*, un *quadrulus* ⁽¹⁾ et une *cinétie parorale* (synonyme de « cinétie endorale »).

Le *peniculus ventral* et le *peniculus dorsal* sont situés sur le côté gauche du péristome, juxtaposés l'un à l'autre. Ils décrivent une hélice, de telle sorte que leur extrémité postérieure vient se placer ventralement. Ils comportent chacun quatre cinéties ; leurs cinétosomes sont très fins et très serrés. Le *peniculus ventral* est plus court que le *peniculus dorsal* (fig. XXVIII).

Le *quadrulus* se trouve contre la paroi dorsale. Il est formé par quatre cinéties équidistantes les unes des autres, de direction antéro-postérieure, qui atteignent l'entrée du cytopharynx. Sa course est semblable à celle des *peniculi*, tout le long de la spire du cyostome. Les cinétosomes de chaque cinétie sont gros, distincts, environ au nombre de soixante (fig. XXVIII). Nous considérons cette troisième polycinétie comme l'homologue du *peniculus P3* des espèces des genres *Frontonia* et *Dise-matostoma*.

La *cinétie parorale*, très courte, possède approximativement quinze cinétosomes alignés sur le bord droit abrupt du cyostome. Elle est près de la cinétie vestibulaire la plus profonde, en dessous d'elle, parallèle à elle et à égale distance des extrémités du vestibule (fig. XXVII).

Appareil fibrillaire buccal. — La paroi droite de la cavité péristomienne porte de fines fibrilles superficielles, courbes et obliques ; elles partent de la cinétie parorale et se dirigent vers le cytopharynx (fig. XXIX). Nous pensons que ces fibrilles sont produites par les cinétosomes de la cinétie parorale, comme le sont les cinétorhizes constituant chez les

(¹) Nous adoptons le terme *quadrulus* proposé par HYMAN (1940) pour désigner la « membrana quadripartita », « Vierermembran » ou « Vierteilige membran » de J. GELEI (1934).

Frontoniidæ, l'appareil fibrillaire buccal. Elles s'en distinguent par leur situation sous-pelliculaire ; elles ne se groupent pas en faisceaux.

Argyrome. — Depuis MAUPAS (1883) et sous des noms divers, l'argyrome de *Paramecium aurelia* a été souvent décrit. Il dessine des mailles hexagonales régulières limitant chacune une surface dont le centre déprimé est occupé par un groupe de cinétosomes (fig. XXX).

Morphogenèse de bipartition. — *Ciliature buccale*. — En se multipliant, les cinétosomes de la cinétie parorale constituent le stock cinétosomien à partir duquel s'organiseront les éléments cilifères de la bouche de l'opisthe.

Les cinétosomes se multiplient d'abord en restant alignés et en progressant vers l'arrière. Il en résulte une *élongation* de la cinétie parorale (30 cinétosomes environ) qui atteint l'extrémité postérieure du vestibule (fig. XXX bis, 1). Ensuite, un champ ciliaire se forme par divisions successives des cinétosomes de la cinétie parorale allongée (fig. XXX bis, 2). Il se développe sur toute la longueur de cette cinétie et à sa droite ; il s'élargit peu à peu vers l'arrière. D'abord disposés sans ordre, les cinétosomes s'orientent suivant plusieurs lignes parallèles à la cinétie parorale (fig. XXX bis, 4).

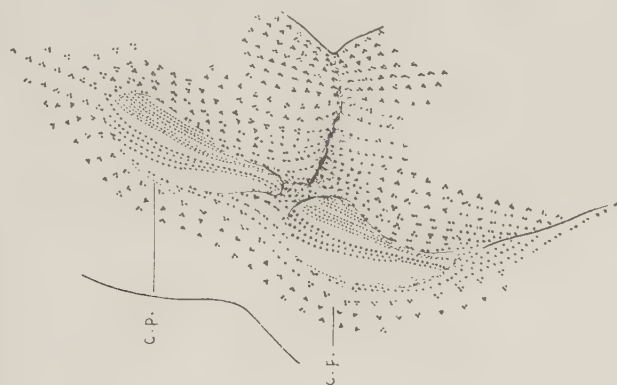
Durant l'évolution initiale de l'infaciliature, une évagination de la paroi du cytostome constitue un « bourgeon » à sa partie postérieure droite (fig. XXX bis, 3). Celui-ci, décrit par HERTWIG (1889), apparaît quand l'ébauche cinétosomienne est nettement formée.

L'ébauche infaciliaire buccale progresse désormais dans cette évagination et en même temps qu'elle. Elle s'accroît, ressemble à un croissant et vient entourer la région postérieure du vestibule, suivant un plan

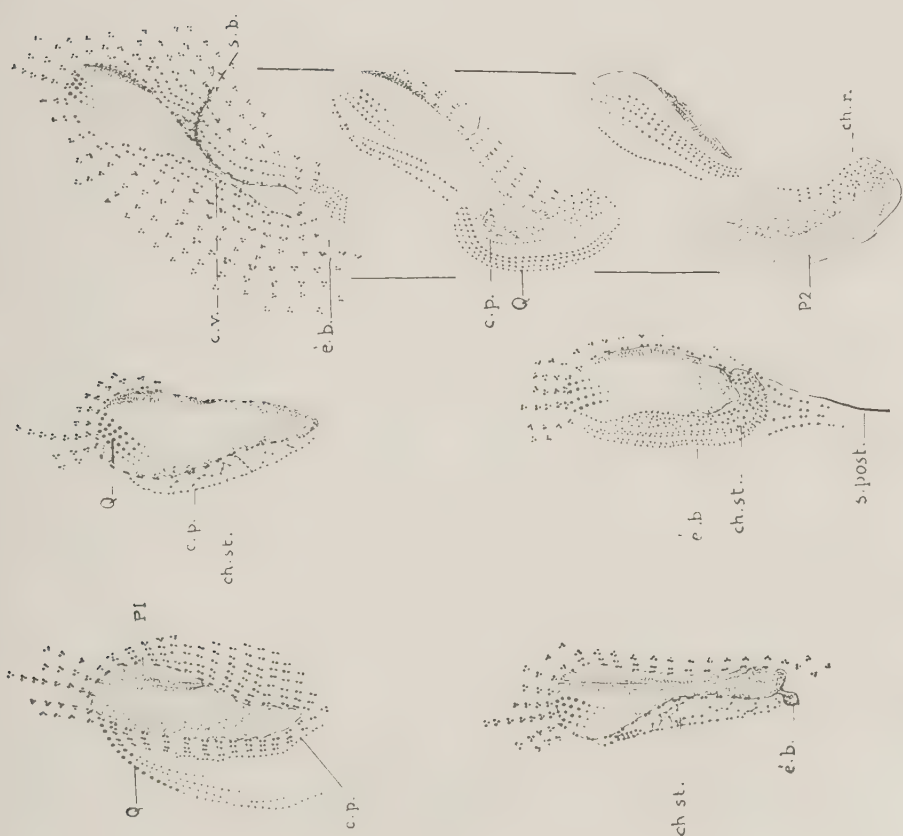
Fig. XXX bis. — *Paramecium aurelia*. Morphogenèse de bipartition.

1. Intérieur du vestibule, vu par la face ventrale. Elongation de la cinétie parorale, *c. p.* ; premier peniculus, P1 ; partie antérieure du quadrulus, Q.
2. Même vue. Multiplication des cinétosomes de la cinétie parorale, *c. p.*, à sa droite ; ébauche du champ stomatogène, *ch. st.* ; partie antérieure du quadrulus, Q.
3. Même vue. Le champ cinétosomien stomatique, *ch. st.*, s'accroît : évagination de la paroi du cytostome, *é. b.*
4. Même vue. Développement du champ cinétosomien stomatogène, *ch. st.*, et de l'évagination buccale, *é. b.*
5. Ebauche buccale vue sur trois niveaux différents, par la face ventrale. Niveau supérieur : cinéties somatiques et cinéties vestibulaires, *c. v.* ; gouttière interpéristomienne ; cavité buccale néoformée, *é. b.*, vue en transparence ; sillon de bipartition, *s. b.*, débutant à gauche. Niveau moyen : intérieur de la nouvelle cavité buccale ; cinétie parorale, *c. p.*, et quadrulus, Q ; champ cinétosomien résiduel, *ch. r.* Niveau inférieur : les deux peniculi, structures organisées les premières, deuxième peniculus, P2.
6. Bouche du proter et de l'opisthe ; cinétie parorale, *c. p.* ; sillon de bipartition à gauche (Imp. arg.).

horizontal (fig. XXX bis, 4). Lorsqu'elle présente cet aspect, les nouvelles cinéties buccales commencent à s'individualiser. L'ébauche péristomienne se déplace à droite de la suture postorale, vers le pôle postérieur ; simultanément, elle s'agrandit, elle creuse les parois vestibulaires du cytostome primitif et elle s'isole peu à peu de lui.



6



4

3

Un sillon s'ouvre, s'allonge, puis se rétrécit progressivement entre la bouche ancienne et l'ébauche buccale ; il les relie jusqu'à ce que les infrastructures nouvelles soient organisées (fig. XXX bis, 5).

Des travées cinétosomiennes tapissent les parois de l'évagination sur des niveaux différents (fig. XXX bis, 5). L'active multiplication des cinétosomes de la double travée inférieure détermine la formation des huit cinéties péniculiennes, les premières structures constituées. Les cinétosomes du quadrulus, moins nombreux et paraissant plus gros, sont placés au-dessus ; leur alignement ne tarde pas à s'achever. Enfin, un champ supérieur élabore la nouvelle cinétie parorale, tandis que les cinétosomes supplémentaires disparaissent.

L'ultime mise en place se fait très rapidement, après une légère rotation de l'ébauche vers la gauche et l'effacement du sillon interpéristomien.

Ciliature somatique. — La position, la structure et le rôle des cinéties somatiques sont identiques dans le proter et dans l'opisthe quand les processus morphogénétiques de bipartition sont terminés. L'édification des cinéties nouvelles résulte de la multiplication des cinétosomes des cinéties anciennes, de leur allongement et de leur scission en deux moitiés égales.

Les cinéties vestibulaires suivent les autres cinéties somatiques, elles s'ordonnent autour de la bouche nouvelle ; leur évolution a lieu dans le sillon creusé entre le péristome primitif et l'ébauche buccale.

Le sillon transversal de bipartition devient perceptible entre les deux bouches jumelées, placées l'une au-dessous de l'autre et à sa droite (fig. XXX bis, 6). Les cinéties ventrales gauches sont seules interrompues ; les cinéties marginales gauches, les cinéties dorsales et les cinéties ventrales droites sont encore continues entre leurs extrémités.

Une légère constriction cytoplasmique équatoriale s'amorce tandis que le macronucleus, jusque-là apparemment quiescent, commence à s'étirer. Le proter conserve l'ancienne bouche où les cinéties vestibulaires sont inchangées comme les peniculi, le quadrulus et la cinétie parorale, visible parmi quelques cinétosomes épars, vestiges du champ stomatogène. L'opisthe possède une bouche autonome dont les structures sont néoformées par les cinétosomes de la cinétie parorale. L'agencement de la ciliature somatique se termine aussi rapidement que la division amitotique du macronucleus et l'approfondissement du sillon de bipartition. Les deux macronuclei-fils sont à peine constitués que le proter et l'opisthe se séparent.

Les relations chronologiques de l'évolution infraciliaire buccale et de la division du micronucleus (ou des micronuclei) ne sont pas précisées. Les premiers signes de cette évolution (multiplication des cinétosomes de la cinétie parorale) nous ont paru coïncider, chez *Paramecium aurelia*, avec le gonflement des micronuclei, prélude de la prophase. Le champ quadripartite se forme vers la fin de la mitose.

L'asynchronisme de la réorganisation infraciliaire et de la division

macronucléaire et cytoplasmique (cytodiérèse) est connu et a permis d'obtenir expérimentalement des monstres et des systèmes doubles.

Les noyaux et les cinétosomes se divisent indépendamment chez les Ciliés. La disjonction entre les mouvements cinétosomiens et les mouvements nucléaires existe de même au cours des phénomènes mitotiques : le « centriole » qui est un cinétosome par sa phylogénie (CHATTON, 1924), par sa structure et ses potentialités (DE HARVEN et BERNHARD, 1956) n'y joue qu'un rôle secondaire.

Paramecium caudatum Ehrenberg, 1833.

CARACTÉRISTIQUES ÉTHOLOGIQUES. — Cette espèce planctonique est très fréquente dans les eaux douces stagnantes ; elle se nourrit de bactéries, résiste au jeûne et aux variations de température. Elle s'élève facilement en cultures.

CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES. — Le corps est fusiforme (Pl. III, fig. 6) ; sa partie antérieure est arrondie, émoussée ; sa partie postérieure est conique. Le profil est circulaire, en coupe transversale.

La longueur est variable (mesure moyenne : 200 μ).

Une gouttière ventrale très marquée s'étend sur toute la moitié antérieure du corps et suit une ligne spirale dextre jusqu'à la cavité buccale. La bouche subéquatoriale est à droite du méridien médian ; elle ressemble à celle de *Paramecium aurelia*.

Paramecium caudatum porte des trichocystes. Les cils très longs à la partie postérieure constituent une touffe conique.

Une vacuole pulsatile est située dans le quart antérieur du corps, une autre dans le quart postérieur. Chaque vacuole s'ouvre à l'extérieur par un pore excréteur et reçoit six à sept canaux radiaires qui se contractent alternativement.

APPAREIL NUCLÉAIRE. — Cet appareil comporte un macronucleus massif, ellipsoïdal et un micronucleus sphérique, relativement gros (8 μ environ), du type compact (WENRICH), logé dans une cavité peu profonde du macronucleus.

Infraciliature somatique. Des groupes de trois cinétosomes sont disposés régulièrement en quinconce sur les cinéties méridiennes. Celles-ci sont méridiennes sur la *face dorsale*.

Sur la *face ventrale*, l'orientation des cinéties rappelle celle de *Paramecium aurelia*. Cependant, quelques traits distinctifs sont à noter (Pl. III, fig. 6) :

Sur la région antérieure, la dissymétrie des cinéties par rapport à la *suture préorale*, peu marquée, est très accentuée (l'angle que forme les cinéties droites avec la suture est très petit, plus petit que chez *Paramecium aurelia*). Sur la région postérieure, les *cinéties postorales* manquent

généralement. Le territoire cortical est garni en arrière de la bouche par les cinéties droites qui contournent l'ouverture péristomienne et qui forment avec les cinéties gauches un système symétrique par rapport à la *suture postorale*.

Infraciliature buccale. — Les *peniculi* sont longs et déliés ; chacun possède quatre cinéties. Le *peniculus ventral* est aussi long que le *peniculus dorsal*.

Les quatre cinéties du *quadrulus* cheminent d'abord sur la paroi dorsale du cytostome, passent ensuite à droite et remontent ventralement ; leur extrémité postérieure vient au niveau de celle des *peniculi* et les dépasse. La courbure du *quadrulus* est particulièrement profonde chez *Paramecium caudatum* ; le segment spiral dorso-ventral est très en arrière.

La *cinétie parorale*, à la base des cinéties vestibulaires droites, s'étend sur la moitié postérieure de la paroi buccale.

Appareil fibrillaire buccal. — Comme chez *Paramecium aurelia*, des fibrilles issues des cinétosomes de la cinétie parorale forment l'appareil fibrillaire buccal.

Argyrome. — Un réseau hexagonal régulier constitue l'argyrome. Un groupe de trois cinétosomes occupe le centre de chaque maille.

Paramecium multimicronucleatum Powers et Mitchell 1910.

CARACTÉRISTIQUES ÉTHOLOGIQUES ET MORPHOLOGIQUES. — Par ses mœurs et par de nombreux caractères morphologiques, cette espèce ressemble beaucoup à *Paramecium caudatum*. Toutefois, sa taille est plus grande (180-310 μ), sa partie antérieure est plus obtuse, sa partie postérieure moins pointue (Pl. III, fig. 5).

La gouttière ventrale et l'ouverture buccale de *Paramecium multimicronucleatum* sont plus superficielles que celles de *Paramecium caudatum*. Les canaux radiaires de ses deux vacuoles pulsatiles sont ordinairement plus longs et plus marqués ; les pores excréteurs sont typiquement sur la même ligne méridienne.

APPAREIL NUCLÉAIRE. — Les particularités de l'appareil nucléaire sont importantes. Le macronucleus est grand, massif, ellipsoïdal ; l'un de ses bords est irrégulier. *Paramecium multimicronucleatum* possède plusieurs micronuclei très petits (0,7 à 2,5 μ), vésiculeux. Leur nombre varie entre trois et neuf ; le nombre quatre paraît fréquent. Le nombre variable pour l'espèce est cependant constant pour une même race.

Infraciliature somatique. — La répartition des groupes cinétosomiens est moins régulière que chez *Paramecium caudatum*.

La topographie ciliaire est caractérisée par la symétrie des cinéties par rapport à la *suture préorale*. Celle-ci est rectiligne, méridienne sur la presque totalité de sa course et s'infléchit vers la gauche au pôle antérieur. En

arrière de la bouche, la disposition dissymétrique des cinéties est semblable à celle de *Paramecium caudatum*. Le parallélisme des cinéties droites et de la *suture postorale* se retrouve ainsi que l'affrontement de cette dernière avec les cinéties gauches (Pl. III, fig. 5).

Les *cinéties vestibulaires* sont plus longues et moins nombreuses que chez les deux espèces précédentes ; les paires de cinétosomes sont plus serrées.

Infraciliature buccale. — Les *peniculi* comportent chacun quatre cinéties. Leur courbure et celle du *quadrulus* sont moins accentuées que chez *Paramecium caudatum*. La *cinétie parorale* est repoussée légèrement vers la partie postérieure du cytostome.

Appareil fibrillaire buccal. Les fibrilles dépendantes des cinétosomes de la cinétie parorale constituent l'appareil fibrillaire buccal.

Argyrome. — Des mailles hexagonales irrégulières sont révélées, par l'imprégnation argentique, sur la pellicule de *Paramecium multimicronucleatum*.

Paramecium bursaria Focke, 1836.

CARACTÉRISTIQUES ÉTHOLOGIQUES. — Cette espèce vit dans les eaux douces claires. Elle possède des Zoochlorelles symbiotiques (*Chlorella vulgaris*, habituellement) auxquelles elle doit sa couleur verte. Elle peut devenir incolore si elle est mise à l'obscurité et soumise à un jeûne prolongé. La couleur réapparaît si les conditions de vie redeviennent normales.

CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES. — La forme trapue de *Paramecium bursaria* et sa couleur verte sont les caractéristiques qui, de prime abord, retiennent l'attention. Cet infusoire est relativement large et court, obliquement tronqué et arrondi au pôle postérieur, comprimé dorso-ventralement. Il est usuel de comparer sa silhouette à celle d'un pied. La longueur est de 85-150 μ .

Le sillon oral s'étend sur la moitié antérieure de la longueur du corps. A son extrémité se trouve la bouche dont le vestibule est rejeté à droite, en arrière.

Deux vacuoles pulsatiles reçoivent des canaux radiaires. L'une, antérieure, est souvent près du milieu du corps et s'ouvre par deux pores excréteurs ; l'autre, postérieure, s'ouvre par deux ou trois pores.

APPAREIL NUCLÉAIRE. — Le macronucleus est large, régulièrement ellipsoïdal, compact. Le micronucleus unique a la forme d'une lentille ; il est enclavé, toujours dans la partie antérieure du macronucleus ; il se colore intensément ; il est du « type compact » (WENRICH).

Infraciliature somatique. - Les cinéties dorsales sont méridiennes, bipolaires ; leurs cinétosomes sont répartis très régulièrement en quinconce.

L'infraciliature est beaucoup plus serrée sur la *face ventrale* que sur la face dorsale et que chez les autres espèces.

La *suture préorale* est peu marquée et décrit une ligne à courbure inversée dont la concavité est tournée à droite vers le pôle antérieur et à gauche près de la bouche (fig. XXXI). Les cinéties gauches l'atteignent perpendicu-

lairement, excepté dans la région apicale où l'angle diminue peu à peu ; les cinéties droites forment avec elle un angle voisin de 45° . Quelle que soit leur obliquité par rapport à la suture préorale, toutes les cinéties sont méridiennes en arrière de la cavité buccale, après l'avoir contournée, et sont parallèles à la *suture postorale*.

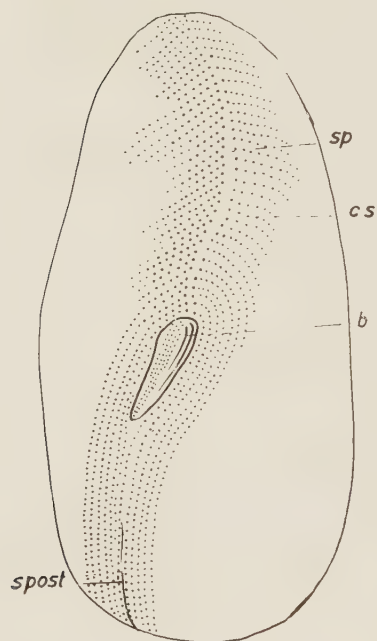
Cinq ou six *cinéties postorales*, très courtes, sont interceptées par la suture postorale peu visible.

Infraciliature buccale. — Quatre cinéties constituent généralement chaque *peniculus*. Nous avons trouvé cependant quelques échantillons où les peniculi avaient un nombre variable de cinéties, conformément aux observations de EHRET et POWERS (1957).

La courbe du *quadrulus* est évasée, peu profonde.

La *cinétie parorale* est formée par dix ou douze cinétosomes aussi gros que ceux des cinéties vestibulaires (observation analogue à celle de YUSA, 1957).

Appareil fibrillaire buccal. — L'appareil fibrillaire buccal de *Para-*



Paramecium bursaria.

Fig. XXXI. — Figure schématique de la face ventrale : bouche, *b.* ; disposition des cinéties somatiques, *c. s.*, par rapport aux sutures pré-orales, *s. p.* et postorale, *s. post.*

mecium bursaria a la même origine et la même structure que celui des espèces déjà décrites.

Argyrome. — L'argyrome dessine un réseau régulier à mailles hexagonales.

Paramecium trichium Stokes, 1885.

CARACTÉRISTIQUES ÉTHOLOGIQUES. — Forme planctonique des eaux douces stagnantes.

CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES. — C'est la plus petite espèce du genre (70-90 μ). Le corps très souple est de forme variable, mais assez massive (Pl. III, fig. 7).

Le sillon oral est large au pôle apical et s'effile progressivement jusqu'à la bouche, suivant une ligne oblique vers la droite. Le vestibule est exceptionnellement dans la partie antérieure ; la limite distale de l'ouverture buccale est équatoriale ; le cytopharynx est relativement long et s'étend dans la région postérieure, à droite.

La surface antapicale porte des cils plus longs que ceux qui recouvrent les autres parties du corps. La présence de trichocystes abondants est une des caractéristiques de *Paramecium trichium*.

La structure des deux vacuoles pulsatiles est un autre caractère important. Une vacuole est située près de l'extrémité antérieure, l'autre se trouve près de l'extrémité postérieure. Chaque vacuole est entourée de vésicules placées dans l'endoplasme et communique avec l'extérieur par un tube contourné muni d'un pore.

Le cytophyge est subterminal postérieurement ; cette situation permet une observation facile de l'éjection.

APPAREIL NUCLÉAIRE. — Le macronucleus est ellipsoïdal ou réniforme ; sa surface a un aspect pustulé. Un micronucleus « compact » (WENRICH) sphérique ou ovoïde, est logé dans une encoche du macronucleus.

Infraciliature somatique. — L'infraciliature somatique comporte 55 cinéties environ. Sur la *face dorsale*, elles sont méridiennes et bipolaires. Sur la *face ventrale*, leur disposition ressemble à celle de *Paramecium bursaria*. Cependant, quelques détails particuliers sont à retenir (Pl. III, fig. 7) :

La *suture préorale* s'étend suivant une ligne courbe dont la concavité est très accentuée à droite. La *suture postorale* est méridienne, soulignée par une ligne argyrophile, seulement au pôle antapical. Les cinéties gauches sont orthogonales à la suture préorale et parallèles à la suture postorale. Les cinéties droites sont disposées obliquement par rapport à la suture préorale et sont parallèles à la suture postorale. Quelques *cinéties postorales* dessinent des chevrons réguliers avec la suture postorale, à gauche.

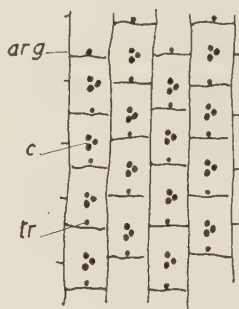
Infraciliature buccale. — Les quatre cinéties du *peniculus ventral* sont bien plus courtes que les quatre cinéties du *peniculus dorsal*.

Le *quadrulus* possède, environ, quarante cinéties ; il est de la même longueur que le *peniculus dorsal*. La spire qu'il décrit est plus ouverte que celle des autres espèces.

La *cinétie parorale* est constituée par une vingtaine de cinétosomes alignés sur la moitié antérieure de la paroi droite buccale.

Appareil fibrillaire buccal. — Les fibrilles superficielles, issues des cinétosomes de la cinétie parorale, forment l'appareil fibrillaire buccal.

Argyrome. — Le réseau argyromien est constitué par des mailles rectangulaires, allongées suivant les cinéties. Les argyronèmes transversaux alternent régulièrement entre eux ; ils sont équidistants des groupes cinétosomiens disposés au centre de chaque maille et investissent les trichocystosomes (fig. XXXII).



Paramecium trichium.

Fig. XXXII. — Argyrome : argyronème, *arg.* ; cinétosomes, *c.* ; trichocystosome, *tr.* (Imp. arg.).

saux alternent régulièrement entre eux ; ils sont équidistants des groupes cinétosomiens disposés au centre de chaque maille et investissent les trichocystosomes (fig. XXXII).

CONCLUSION

Les espèces du genre *Paramecium* constituent un groupe dont l'originalité est très marquée.

Le système ciliaire buccal est caractéristique. Il est du type pénicilien et sa complexité n'empêche pas de retrouver toutefois le type primitif des *Frontoniidæ*.

Les différentes parties de la cavité buccale sont bien délimitées ; leur individualité est une particularité essentielle. Cependant, elle est annoncée chez *Stokesia* où le vestibule et même le sillon oral sont ébauchés.

Les processus de la morphogenèse de bipartition de l'fraciliature buccale paraissent plus compliqués que ceux des genres étudiés précédemment, mais la stomatogenèse comporte quelques étapes analogues ; la première est la multiplication des cinétosomes de la cinétie parorale ; une autre, qui révèle la phylogénie de ces Ciliés, est la formation d'un champ cinétosomien quadripartite reconstituant les quatre structures ciliaires péristomiennes.

La disposition des cinéties somatiques, typique pour chaque espèce, et certains détails de l'organisation ciliaire de la bouche sont autant de caractères qui permettent de différencier les espèces.

Comme l'a écrit KAHL (1935), le genre *Paramecium* peut constituer l'unique genre de la famille des *Parameciidæ* qui est une des familles les plus évoluées des Hyménostomes péniciliens.

CHAPITRE IV

FAMILLE DES UROCENTRIDÆ, N. FAM.

GENRE *Urocentrum* Nitzsch, 1827

HISTORIQUE

Le genre *Urocentrum*, le seul de la Famille, a été créé par NITZSCH en 1827 pour *Urocentrum turbo* qui est la seule espèce connue. Celle-ci était déjà décrite par MÜLLER (1786) sous le nom de *Cercaria turbo*.

DIESING (1866) la désigne : *Calceolus* ou *Peridinopsis cypripedium*. BÜTSCHLI (1887) range cette seule forme dans la famille des *Urocentrinæ*. SCHEWIAKOFF (1889) en donne une bonne description et situe exactement la bouche et le pore excréteur de la vacuole pulsatile. KLEIN (1927) précise les détails caractéristiques des zones transversales par des imprégnations argentiques. J. GELEI et HORVATH (1933) figurent la vacuole pulsatile et ses huit canaux radiaires et méridiens.

KAHL (1935) place cette espèce dans la famille des *Frontoniidæ*. Cette classification est maintenue par HALL (1953).

En 1954, FAURÉ-FREMIET montre que la structure apparemment spéciale d'*Urocentrum turbo* masque la disposition fondamentale de la ciliature somatique en cinéties méridiennes. Il ressort de son étude que la zone ciliaire équatoriale représente une surface indifférenciée et une réserve de cinétosomes qui, au cours de la bipartition, assure l'édification complète de la ciliature du proter et de l'opisthe. De plus, la ciliature orale apparaît comme un système autonome.

Monographie de l'espèce
Urocentrum turbo Müller, 1786.

CARACTÉRISTIQUES ÉTHOLOGIQUES. — *Urocentrum turbo* est planctonique, fréquent dans l'eau douce ou saumâtre ; il nage rapidement par bonds rapprochés et courts. Il se nourrit de bactéries et est particulièrement résistant aux variations de température et de milieu.

Nous l'avons trouvé en toutes saisons dans toutes les pièces d'eau où le milieu est légèrement putride.

CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES. — Cet infusoire cylindroïde, dont les parties antérieure et postérieure sont en forme de calotte, comporte successivement (Pl. IV, fig. 1 et 2).

La calotte apicale, non ciliée, limitée par un étranglement transversal (*a*) ; la zone annulaire ou *fascia*, régulièrement ciliée (*b*) ; au-dessous d'elle, une ceinture ciliaire épaisse ou *cingula* est située dans un sillon équatorial (*c*) ; l'hémisphère antapical (*d*) qui, sur la face ventrale, porte la *scopula*, pinceau de cils au niveau desquels est sécrétée une substance mucilagineuse permettant à l'infusoire de se fixer provisoirement.

La longueur varie entre 60 et 110 μ .

Une gouttière ventrale peu marquée et méridienne traverse la *fascia* et la *cingula*, puis s'incurve vers le pôle antapical jusqu'à la *scopula*. La

Fig. XXXIII.

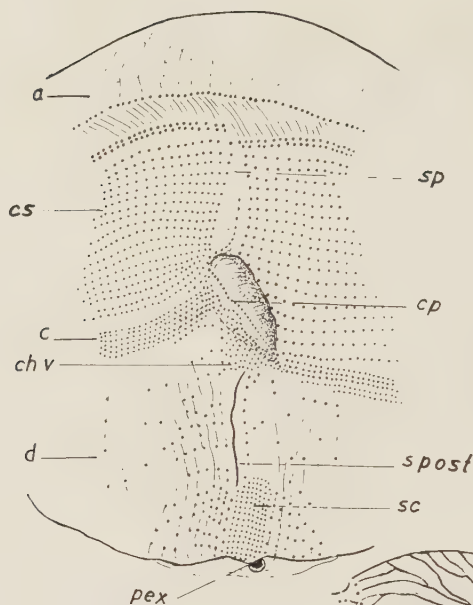


Fig. XXXIV.

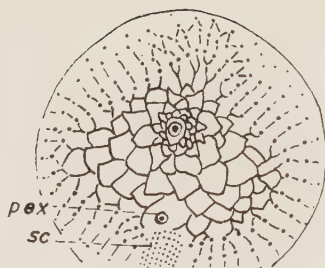
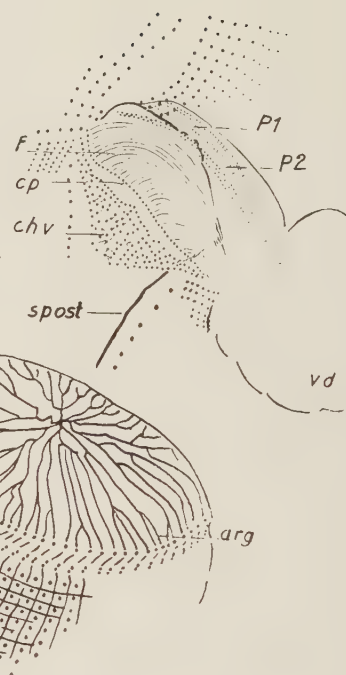


Fig. XXXVI.

Fig. XXXV.

Urocentrum turbo.

Fig. XXXIII. — Face ventrale : régions du cilié, *a*, *c*, *d* ; champ vestibulaire, *ch. v.* ; cinétie parorale, *c. p.* ; cinéties somatiques, *c. s.* ; pore excréteur, *p. ex.* ; scopula, *sc.* ; suture préorale, *s. p.* ; suture postorale, *s. post.*

Fig. XXXIV. — Bouche : champ vestibulaire, *ch. v.* ; cinétie parorale, *c. p.* ; fibres, *f.* ; peniculi : *P1*, *P2* ; suture postorale, *s. post.* ; vacuole digestive, *v. d.*

Fig. XXXV. — Argyrome sur la calotte antérieure et la zone annulaire : argyronème, *arg.*

Fig. XXXVI. — Argyrome sur l'hémisphère postérieur ; pore excréteur, *p. ex.* ; scopula, *sc.* (Imp. arg.).

bouche s'ouvre à l'intersection de cette gouttière et de la ceinture équatoriale ; elle s'enfonce dans le cytoplasme suivant une ligne courbe, vers la gauche et vers le pôle postérieur et aboutit dans une vacuole digestive.

Une vacuole pulsatile postérieure possède un pore excréteur placé très près du pôle antapical, à la base de la scopula ; elle reçoit quatre paires de canaux radiaires et méridiens, longeant les parois du corps. *Urocentrum turbo* n'a pas de trichocystes.

APPAREIL NUCLÉAIRE. — Le macronucleus a la forme d'une haltère légèrement incurvée. Le micronucleus, unique, est sphérique et compact.

Infraciliature somatique. — Les cinétosomes sont répartis en de très nombreuses cinéties longitudinales et bipolaires. Ils sont ordonnés sur un même niveau transversal sur la fascia et sur la cingula. L'ensemble offre l'apparence d'une disposition annelée, faiblement spiralée. Le tassement des cinétosomes de la marge antérieure de la fascia et de ceux de la cingula renforce cette apparence (Pl. IV, fig. 1, 2 et fig. XXXIII). Sur ces mêmes cinéties, les cinétosomes sont irrégulièrement espacés dans l'hémisphère postérieur. Seules, les huit cinéties de la scopula sont denses.

La *suture préorale* est bien marquée et correspond à la partie antérieure de la gouttière ventrale.

La *suture postorale* porte une ligne fortement argyrophile, sinueuse, passant à droite de la scopula.

Infraciliature buccale. — Un *vestibule* précède le cytostome ; de forme ovoïde, il est situé au-dessus de la cingula, son grand axe étant en position oblique par rapport à l'axe antéro-postérieur du cilié. Sa paroi gauche est concave ; quatre ou cinq cinéties de la fascia, voisines de la suture préorale, se-replient sur elle (fig. XXXIV). La paroi droite est convexe, très évasée, recouverte d'une plage de cinétosomes que nous dénommons *champ vestibulaire*. Nous le rapprochons, en raison de sa situation, des cinéties vestibulaires des espèces précédemment étudiées, mais, sa formation au cours de la stomatogenèse indique qu'il est intégré dans le système ciliaire buccal et qu'il est différent, par conséquent, des cinéties vestibulaires somatiques.

L'infraciliature orale comporte trois structures distinctes :

A gauche, deux polycinéties constituent *deux peniculi* (P1 et P2). Le peniculus P1 est grand, formé par six cinéties ; le peniculus P2 est plus court et possède trois cinéties.

A droite de la cavité buccale, la troisième structure est la *cinétie parorale* bordant le champ vestibulaire (fig. XXXIV).

Appareil fibrillaire buccal. — De fines fibrilles, en forme de crosse, s'infiltrèrent dans la paroi droite de l'infundibulum buccal ; elles se dirigent vers le fond de la cavité péristomienne (fig. XXXIV).

Ces fibrilles sont issues des cinétosomes de la cinétie parorale. Ce système fibrillaire est analogue à celui de *Paramecium*.

Argyrome. — L'argyrome dessine une délicate ornementation sur *Urocentrum turbo* ; ses aspects sont différents selon la région du cilié. La fascia est striée par des lignes longitudinales et transversales, investissant les cinétosomes (fig. XXXV). Sur la calotte apicale, quelques lignes rayonnent du pôle ; puis, par des dichotomies successives et régulières, elles forment autant d'argyronèmes divergents qu'il existe de cinétosomes à la périphérie de la calotte ; elles atteignent ces cinétosomes et viennent s'unir aux argyronèmes longitudinaux de la fascia.

Le réseau argyromien de l'hémisphère postérieur est constitué par des mailles curvilignes qui s'agrandissent graduellement à partir d'une rosette polaire (fig. XXXVI).

Morphogenèse de bipartition. — *Ciliature buccale.* — Les processus de la stomatogenèse commencent par la multiplication des cinétosomes de la cinétie parorale, avant toute transformation des cinéties somatiques. Ceux-ci produisent, à droite, par élinéation, une nouvelle cinétie qui s'intercale entre la cinétie parorale et le champ vestibulaire (fig. XXXVII, 1). De la même manière, deux, puis plusieurs cinéties sont constituées (fig. XXXVII, 2).

Le champ cinétosomien, qui résulte, évolue ensuite dans une évagination buccale, sous-cuticulaire, située sous le champ vestibulaire. Cette dernière glisse le long et à droite de la suture postorale et s'agrandit. Avec la bouche primitive, elle forme une grande cavité dans laquelle le nouveau système ciliaire se différencie à partir de l'ébauche cinétosomienne, au-dessous de l'ancien système ciliaire buccal (fig. XXXVII, 3).

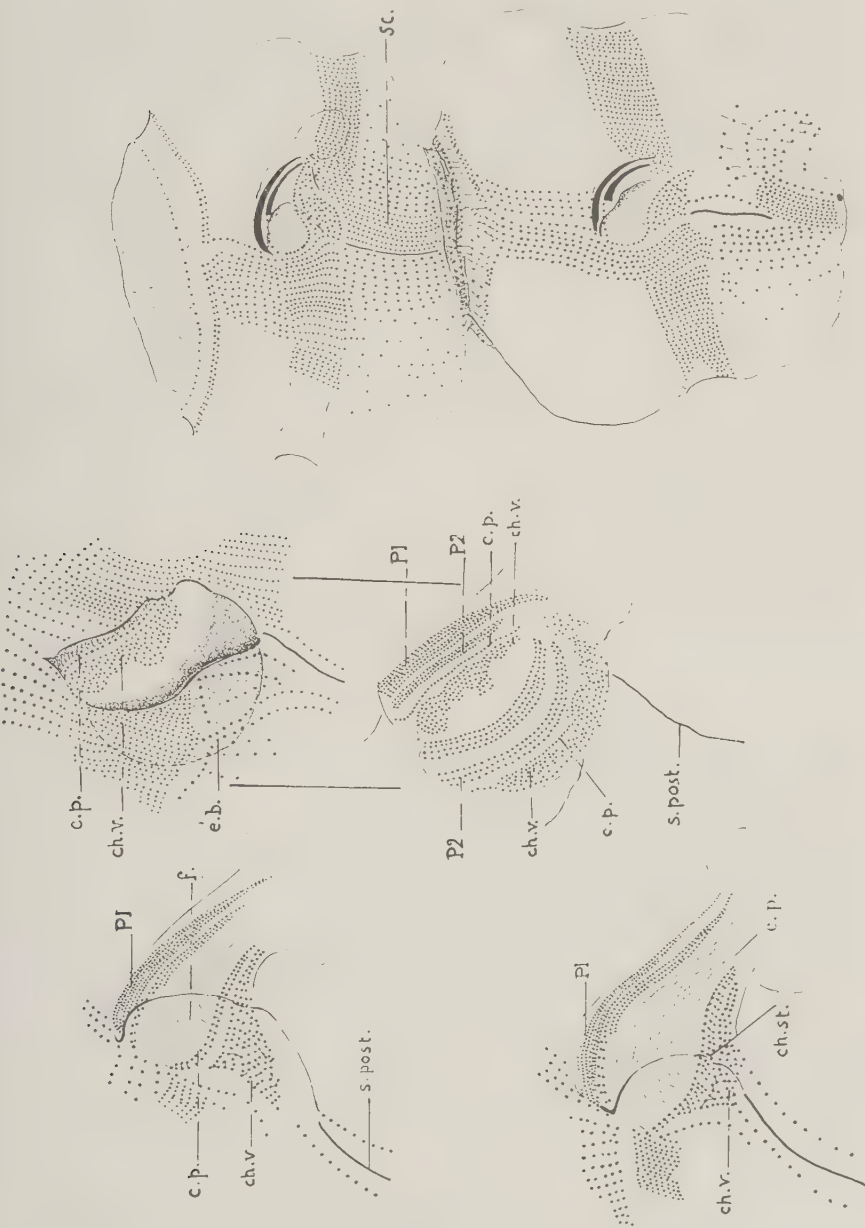
Trois travées s'organisent, emboîtées les unes dans les autres, incurvées, elles préfigurent les structures nouvelles orales dont le modelage définitif est rapide. Les deux travées supérieures constituent les peniculi qui effectueront une légère rotation à gauche. Les cinétosomes de la troisième travée servent à l'édification de la cinétie parorale et du champ vestibulaire. Dans la bouche primitive, les peniculi, la cinétie parorale, le champ vestibulaire sont inchangés (fig. XXXVII, 4).

Fig. XXXVII. — *Urocentrum turbo*. Morphogenèse de bipartition.

1. Elinéation de la cinétie parorale, *c. p.* ; champ vestibulaire, *ch. v.* ; fibres buccales, *f.* ; premier peniculus, P1 ; suture postorale, *s. post.*
2. Champ cinétosomien stomatogène, *ch. st.*, à droite de la cinétie parorale, *c. p.* ; champ vestibulaire, *ch. v.*
3. Ebauche buccale vue sur deux niveaux différents. Niveau supérieur : cinétie parorale, *c. p.* ; champ vestibulaire, *ch. v.*, de la bouche primitive ; cavité buccale néoformée, *é. b.*, vue en transparence. Niveau inférieur : cinétie parorale, *c. p.* ; champ vestibulaire, *ch. v.* ; peniculi, P1 et P2, de la bouche primitive ; immédiatement au-dessous, trois champs cinétosomiens forment les nouvelles structures buccales ; deux champs constituent les peniculi ; P2, deuxième peniculus ; le troisième champ constitue la cinétie parorale, *c. p.*, et le champ vestibulaire, *ch. v.* ; suture postorale, *s. post.*
4. Organisation de la ciliature somatique, tandis que la bouche de l'opisthe est déjà fonctionnelle : scopula, *sc.* (Imp. arg.).

Ciliature somatique. — Les processus morphogénétiques aboutissant à la duplication du système ciliaire somatique ayant été décrits avec précision par FAURÉ-FREMIET (1954), nous n'en exposerons que les étapes essentielles :

a) La bipartition s'annonce par l'élargissement de la cingula dont les



cinétosomes se multiplient en direction apicale. Cette multiplication s'étend aussi aux cinétosomes des cinq ou six rangées transversales de la fascia. La cingula s'accroît et occupe un tiers de la hauteur du corps qui s'est lui-même étiré. Le sillon équatorial apparaît et sépare la cingula en deux parties inégales : la partie antérieure est plus courte que la partie postérieure.

b) L'infaciliature somatique du proter s'organise aux dépens de la zone cingulaire antérieure. Du côté apical, quelques rangées s'isolent et, s'ajoutant aux rangées inchangées de la cingula, reconstituent les dix-huit ou vingt anneaux ciliaires de cette dernière. En direction antapicale, la multiplication des cinétosomes se poursuit sur huit cinéties de la cingula, en arrière et à gauche de la bouche ; elle permet la formation de l'ébauche de la scopula (fig. XXXVII, 4). Cette dernière se sépare ensuite et se dispose au pôle postérieur.

Les cinétosomes des cinéties postérieures proviennent aussi de la cingula ; ils se dispersent sur des lignes méridiennes qui prolongent exactement les cinéties de la cingula.

c) L'opisthe possédant l'hémisphère antapical de l'individu initial, la ciliature de la fascia est seule réorganisée ; elle résulte de l'écartement et de l'ordonnement des cinétosomes antérieurs de la zone cingulaire néoformée, la plus large.

La multiplication des cinétosomes de la cingula, segment équatorial, assure la morphogénèse de bipartition de l'infaciliature somatique.

Le sillon de bipartition nettement équatorial partage en deux la grande cavité orale. Le cystome de l'opisthe est reconstitué tandis que la ciliature somatique n'a pas encore acquis sa topographie définitive (fig. XXXVII, 4).

CONCLUSION

Urocentrum turbo possède des caractères d'Hyménostomes péniculiens, mais nous ne pouvons le ranger parmi les *Frontoniidæ* malgré l'opinion de KAHL (1935) et de HALL (1953).

Sa cavité buccale bien délimitée comprenant un vestibule, un cytopharynx et, surtout, une vacuole digestive, l'éloigne de *Frontonia* et de *Disematostoma* ; elle le rapprocherait plutôt de *Paramecium*.

Les particularités de sa ciliature somatique, l'incorporation du champ vestibulaire dans le système ciliaire buccal, néoformé par les cinétosomes de la cinétie parorale sont autant de caractères importants et précis qui isolent *Urocentrum turbo*. Nous proposons de le classer dans la nouvelle famille des *Urocentridæ*, famille plus évoluée que celle des *Parameciidæ* et, en conséquence, des *Frontoniidæ*. BÜTSCHLI (1887) avait justement créé une famille pour cette espèce ; ses raisons étaient cependant bien différentes des nôtres.

Une étude approfondie des Ciliés du genre *Urozona* Schewiakoff, 1889, permettrait de les classer, peut-être, dans la famille des *Urocentridæ*.

DEUXIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

CHAPITRE PREMIER

INFRACILIATURE BUCCALE

Le type buccal pénicilien. Ses relations phylogénétiques.

a) Nous considérons le système ciliaire buccal des *Frontoniidæ* (genre *Frontonia*) comme le type du système ciliaire buccal des Hyménostomes péniciliens. Il est constitué par quatre structures situées dans une aire bien définie, c'est-à-dire par *trois peniculi*, à gauche de l'ouverture buccale et une *cinétie parorale*, à droite.

Chez les différents genres, la cinétie parorale a une longueur variable, mais elle se trouve toujours très près de la première cinétie vestibulaire et lui est parallèle.

Le peniculus P1 et le peniculus P2 sont appliqués l'un à l'autre, en général. Le peniculus P3 a un aspect singulier ; le quadrulus de *Paramecium* présente la plus grande différenciation dont une phase intermédiaire pourrait être représentée par le peniculus P3 de *Stokesia*.

Rien ne nous permet de répondre à la question qui est posée par la présence de deux peniculi seulement chez *Urocentrum*. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous sommes réduits à des hypothèses. La première attribue, au peniculus P1, la valeur de deux peniculi à trois cinéties chacun ⁽¹⁾ ; le peniculus P2 deviendrait le peniculus P3 dont la situation pourrait être toutefois un argument pour rejeter cette conjecture. Deux autres hypothèses sont fondées sur la différenciation du quadrulus de *Paramecium* qui laisserait supposer soit une évolution, soit une involution. Dans le premier cas, il faut présumer que cette évolution atteignant ses étapes ultimes se traduit par la disparition du troisième peniculus. Dans le deuxième cas, il est permis de penser que l'hypertrophie apparente des cinétosomes du quadrulus de *Paramecium* que révèlent les imprégnations argentiques est le prélude d'une involution qui aboutit à la destruction de ces organites.

⁽¹⁾ Voir note ⁽¹⁾, à *Résumé et Conclusions*.

Il serait intéressant de trouver une série de structures variées correspondant au troisième peniculus qui révélerait une différenciation progressive de cette structure et permettrait de comprendre sa disparition chez *Urocentrum turbo*. Le cas de ce Cilié est embarrassant : *Urocentrum* est très évolué en raison de sa ciliature somatique et de son organisation buccale ; néanmoins, il ne possède que deux peniculi dont un semble en régression. Nous ne voyons aucune structure orale que nous puissions assimiler avec certitude au troisième peniculus.

Les peniculi sont des structures autonomes : elles fonctionnent et évoluent séparément. J. GELEI (1954) remarque que les cils de chacun des deux peniculi de *Paramecium* battent en direction opposée et note l'individualité de ces structures. Les images obtenues par la coloration au bleu de bromophénol mercurique nous amènent à la même conclusion, pour tous nos Ciliés. Les racines ciliaires de chacune des polycinéties n'ont aucun rapport avec celles de la polycinétie voisine.

b) Le type pénicilien peut être rapproché facilement du type *tétrahyménien*. Les trois peniculi sont les homologues des trois membranelles adorales tétrahyméniennes (A. Z. M.) ; la cinétie parorale correspond à la membrane ondulante (U. M.) du groupe *Colpidium-Glaucoma-Leucophrys-Tetrahymena* (CORLISS, 1952, 1953, 1954). Il est possible que ce groupe soit à l'origine phylogénétique des Hyménostomes péniciliens.

c) Ceux-ci amèneraient, par filiation orthogénétique, aux *Hyménostomes pleuronémiens*. Comme J. GELEI (1934), nous rapprochons la membrane parorale des Hyménostomes péniciliens de la membrane hypertélique des Hyménostomes pleuronémiens, chez lesquels ce développement exagéré s'accompagne de l'allongement du péristome.

L'hypertélie de la ciliature buccale joue un rôle important dans l'évolution des formes voisines. Elle repousse la bouche vers le pôle postérieur chez les séries de Ciliés thigmotriches aboutissant aux genres *Boveria* et *Hemispeira*. Ces derniers possèdent non seulement ce caractère poussé à l'extrême, mais ils témoignent aussi, comme les *Lembidæ* (Tétrahyméniens, MUGARD, 1949), d'une modification plus ou moins marquée des champs ciliaires adoraux qui s'allongent, doublent la membrane parorale en venant se plaquer contre elle.

Évolution de l'fraciliature buccale au cours de la stomatogénèse.

La stomatogénèse est un aspect essentiel de la morphogénèse des Ciliés et son étude est étroitement liée à celle de l'évolution de l'fraciliature buccale.

CINÉTIE STOMATOGENÈSE. — a) Au cours de la bipartition, chez *Frontonia*, *Disematostoma*, *Stokesia*, *Paramecium*, *Urocentrum*, la duplication homothétique du système ciliaire buccal dépend de la cinétie parorale : elle

est la cinétie stomatogène. Cela ne veut pas dire qu'elle porte en elle seule la responsabilité de la formation de la bouche, mais, simplement, qu'elle fournit les cinétosomes à partir desquels s'organisent les cinéties buccales. Ils forment d'abord un champ cinétosomien entre la cinétie parorale et la première cinétie vestibulaire.

Cette ébauche cinétosomienne s'organise ensuite en quatre champs qui préfigurent très tôt les quatre structures ciliaires buccales de l'opisthe et rappellent les quatre champs tétrahyméniens différenciés de FURGASON (1949). Chez *Frontonia* et *Disematostoma*, ils sont logés superficiellement dans une fossette oblongue de la cuticule, semblable à celle des Ophryoglènes (MUGARD, 1949); chez *Paramecium* et *Urocentrum*, ils passent sous la cuticule, dans une évagination de la paroi du cytostome.

Fossette ou « bourgeon » (au sens de HERTWIG) et champs ciliaires se déplacent tout le long de la suture postorale et à sa droite. Trois champs forment les peniculi; la cinétie parorale est élaborée à partir du quatrième champ. Cette différenciation prouve l'individualité des trois peniculi et de la cinétie parorale.

b) Les cinétosomes antérieurs de la cinétie stomatogène paraissent ne se multiplier jamais chez *Disematostoma*, tandis que les autres participent toujours à la formation du champ ciliaire. Cette spécialisation des cinétosomes d'un segment déterminé de la cinétie parorale n'est pas sans analogie avec celle des quelques cinétosomes localisés sur une cinétie somatique qui assure la continuité des structures orales. Chez *Paramecium* et *Urocentrum* tous les cinétosomes de la cinétie stomatogène restreinte contribuent à la stomatogénèse. Celle-ci débute chez *Paramecium* par « l'élongation » de la cinétie parorale, élongation comparable à celle des cinéties de la bouche réduite des *Fettingeriidae* (Apostomes, CHATTON et LWOFF, 1935 b).

c) J. GELEI (1934) a bien décrit la « membrane endorale » (parorale) de *Paramecium*, mais il semble qu'il n'en a pas saisi la signification morphogénétique.

Certaines conclusions de YUSA (1957) nous paraissent erronées au sujet de l'origine de l'ébauche ciliaire buccale chez *Paramecium*. Il pense que le champ cinétosomien qu'il appelle improprement « champ erratique » peut être formé par les cinétosomes d'une ou plusieurs cinéties vestibulaires ou par des cinétosomes immigrant d'une région indéterminée.

Le rôle qu'attribue YUSA à la « membrane endorale », comparée au « méridien directeur » de J. GELEI (Richtungsmeridian, 1938) ou à la « strie bucco-anale » de MUGARD (1949) est assez imprécis. MUGARD écrit : « La membrane péristomienne droite que nous appellerons « membrane latérale » se prolonge jusqu'au pore anal par une ligne argyrophile; nous désignerons celle-ci comme une « strie argyrophile bucco-anale » (méridien directeur de J. GELEI) (p. 175).

Il nous paraît impossible que la cinétie parorale puisse avoir la même fonction que cette « strie argyrophile ». Cette dernière est bien la ligne argyrophile qui souligne la suture postorale de REES (1922) et de LUND (1933)

et qui correspond à la ligne cytoproctale. Tout au long de cette ligne, le champ cinétosomien, ébauche de la ciliature opisthienne, se déplace vers le pôle postérieur.

Le rôle de la cinétie parorale de *Paramecium* ne nous paraît pas aussi énigmatique qu'il peut le paraître à YUSA. Nous avons déjà montré qu'elle est la cinétie stomatogène au cours de la division, de l'autogamie et de la conjugaison (1956 *a* et *b*). Nous n'avons vu aucune figure qui permette de supposer que des cinétosomes provenant des peniculi, du quadrulus ou des cinéties vestibulaires interviennent dans la réorganisation buccale, au cours de l'autogamie et de la conjugaison que nous avons déclenchées expérimentalement suivant la technique de SONNEBORN (1950). Le champ cinétosomien s'organise ultérieurement d'après un plan spécifiquement défini. Celui-ci est le même lors des phénomènes de régénération et de bipartition. Dans ce dernier cas, il n'est nullement modifié par le glissement que l'ébauche cinétosomienne effectue en arrière de la bouche protérienne.

CARACTÈRES DE LA CINÉTIE STOMATOGENÈ. — La cinétie stomatogène chez *Frontonia*, *Disematostoma*, *Stokesia*, *Paramecium* et *Urocentrum* est unique, autonome, incluse dans le système ciliaire buccal.

Pour mieux saisir ces caractères, il est préférable de suivre l'évolution de la cinétie stomatogène chez les Tétrahyméniens et chez les Péniculiens.

a) *Tétrahyméniens*. — L'ébauche buccale se forme chez *Leucophrys* à partir d'une cinétie somatique (CHATTON, A. LWOFF, M. LWOFF, MONOD, 1931 *b* ; puis CORLISS, 1953), chez *Deltophylum*, à partir de deux cinéties somatiques et chez les *Ophryoglenidæ*, à partir de plusieurs cinéties somatiques (MUGARD, 1949). Mais, chez les *Philasteridæ* et les *Lembidæ*, les nouvelles structures ciliaires orales découlent des cinétosomes de la membrane latérale (analogue à la membrane parorale) qui fait partie intégrante du système ciliaire buccal. La cinétie stomatogène se raccourcit et s'incorpore dans le système ciliaire péristomien (MUGARD, 1949).

b) *Péniculiens*. — FAURÉ-FREMIET et MUGARD (1949) constatent que chez le Cilié hyménostome péniculien, *Espejoia mucicola*, les cinétosomes d'une cinétie somatique forment l'ébauche buccale, comme chez les *Leucophrydæ*. Le champ stomatogène s'ordonne en trois cinéties doubles, puis multiples qui correspondent aux trois structures péniculiennes de l'opisthe.

Chez *Frontonia*, *Disematostoma*, *Stokesia*, *Paramecium* et *Urocentrum*, la cinétie stomatogène s'incorpore dans le système buccal.

Autonomisation du système ciliaire buccal.

La ciliature buccale constitue un système autonome chez ces derniers genres.

a) La duplication de la ciliature buccale s'effectue sans aucune participation des éléments somatiques. Le système ciliaire buccal se multiplie

par lui-même et devient autonome. La bouche initiale reste celle du proter. Les structures péristomiennes de l'opisthe sont l'objet d'une néoformation totale, par l'ordonnancement déterminé des cinétosomes.

L'autonomie du système ciliaire buccal nettement établie par l'étude de ses infrastructures et de leurs processus évolutifs est connue chez *Paramecium* depuis les observations de HERTWIG (1889), de J. GELEI (1934), de TARTAR (1938-1941), de HANSON (1955).

Les expériences de TARTAR démontrent que la régénération des membranelles buccales est impossible à partir de la ciliature somatique. Cet auteur constate que l'ébauche buccale se forme au contact de la membrane quadripartite de la bouche primitive et aux dépens de celle-ci. Cependant, nous ne pouvons admettre l'origine qu'il lui attribue.

HANSON voit aussi l'ébauche buccale se former exclusivement dans la bouche primitive ; il observe que cette formation varie suivant la puissance du traumatisme qu'il exerce par les rayons ultra-violets et suivant le lieu où il dirige les rayons. Il conclut que certaines structures buccales sont seules capables de régénérer une bouche nouvelle, si les cinétosomes environnants ne peuvent la former.

b) L'autonomisation du système ciliaire buccal est de règle chez les Pérित्रiches (CHATTON et VILLENEUVE-BRACHON, 1937) et chez les Hypotriches (CHATTON et SEGUELA, 1940).

Chez les Oligotriches (FAURÉ-FREMIET, 1953), « l'ébauche de la nouvelle frange adorale se forme en continuité avec la zone buccale de l'ancienne, sans participation des cinéties somatiques ». L'orientation inverse de la frange péristomienne de l'opisthe par rapport à celle du proter ne nuit pas à l'unité de polarité du système ciliaire buccal et à son autonomie.

c) L'origine somatique des ciliatures buccales apparaît comme un processus probablement primitif.

Par la complexité des organelles buccales beaucoup plus poussée que celle des Tétrahyméniens, par le mode de stomatogénèse, par l'autonomisation du système ciliaire buccal découlant de l'incorporation à celui-ci de la cinétie stomatogène, les Hyménostomes péniculiens constituent un ensemble très évolué, certainement le groupe le plus évolué des Hyménostomes.

La liaison entre les Tétrahyméniens et les Péniculiens peut s'établir, d'une part, par le Cilié *Espejoia mucicola* (Péniculien) dont la ciliature buccale est du type péniculien et le mode de stomatogénèse identique à celui des Tétrahyméniens primitifs, d'autre part, par les différentes espèces des familles des *Lembidæ*, des *Philasteridæ*, en raison de leur bouche tétrahyménienne transformée et par leur ciliature buccale autonome. Leur mode de stomatogénèse rappelant aussi celui des *Ancistrumidæ* (CHATTON et LWOFF, 1949-1950), il est possible de saisir les affinités existant entre les Hyménostomes et les Thigmotriches de la tribu des *Stomodea*.

Le thigmotactisme et le développement excessif de la membrane parorale que les Hyménostomes pleuronémiens ont en commun avec les Thigmotriches complètent les rapports entre ces deux grands groupes.

CHAPITRE II

CINÉTIES VESTIBULAIRES

La disposition des groupes cinétosomiens des cinéties vestibulaires fait distinguer celles-ci des autres cinéties somatiques, à première vue. Chez les *Frontoniidæ*, les cinétosomes sont unis entre eux par des lignes argyrophiles ; l'ensemble figure des triangles ou des chevrons.

Les micrographies électroniques, ainsi qu'un examen attentif des imprégnations argentiques montrent que les cinétosomes sont ordonnés en trois lignes parallèles, très proches l'une de l'autre. Chacune des cinéties vestibulaires est une polycinétie (Pl. II, fig. 1). Les lignes argyrophiles accentuent apparemment leur particularité structurale.

Après l'étude des différents genres d'Hyménostomes péniculiens, nous sommes amenée à penser que les cinéties vestibulaires sont des cinéties somatiques qui perdent leurs caractères somatiques progressivement et s'intègrent dans le système ciliaire buccal.

CARACTÈRES SOMATIQUES. — a) Au cours de la stomatogénèse, elles gardent leur individualité ; leurs cinétosomes ne participent pas à la formation de l'ébauche cinétosomienne buccale.

Identiques à elles-mêmes dans le proter et dans l'opisthe, après la bipartition, leur allongement préliminaire est assuré par la multiplication de leurs cinétosomes. Celle-ci est singulièrement active et typique chez *Frontonia leucas* et *Frontonia marina*. Les cinéties vestibulaires s'incurvent laissant la place au champ ciliaire oral, tandis qu'elles croissent en longueur ; puis, elles s'ordonnent autour de la bouche nouvelle. Chez *Paramecium*, elles pénètrent dans le sillon interpéristomien et s'enfoncent dans la dépression vestibulaire.

Le comportement des cinéties somatiques des Ophryoglènes (Hyménostomes tétrahyméniens) semble préfigurer les mouvements des cinéties vestibulaires des Hyménostomes péniculiens. Chez *Ophryoglena pectans*, MUGARD (1949) signale que les cinéties les plus proches de l'ébauche buccale s'incurvent en même temps qu'elles sont entraînées en profondeur par l'invagination du vestibule.

b) Il est intéressant de noter le rôle des cinéties vestibulaires dans l'édification de l'appareil fibrillaire buccal : les cinétorhizes de leurs cinétosomes, associées aux cinétorhizes des cinétosomes de la cinétie par-orale, constituent sa partie droite chez *Frontonia* et *Disemastoma* (Pl. IV, fig. 4).

La différenciation de l'appareil fibrillaire buccal pourrait être jalonnée aisément depuis les Gymnostomes jusqu'aux Péniculiens, en supposant définitivement prouvée la contribution des cinétorhizes à la formation de cet appareil chez les Gymnostomes. Dans ce groupe, *Prorodon* présen-

terait l'organisation la plus simple ; les cinétosomes des cinéties somatiques péristomiennes engendreraient les fibres pharyngiennes (CHATTON). Chez les *Frontoniidæ*, seules quelques cinéties somatiques, les cinéties vestibulaires, fournissent les cinétorhizes ; ces dernières et les cinétorhizes des peniculi et de la cinétie parorale (structures d'origine somatique) façonnent l'appareil fibrillaire buccal (fig. IV, Pl. II, fig. 3 et Pl. IV, fig. 4).

Chez *Paramecium* (fig. XXIX) et chez *Urocentrum* (fig. XXXIV), la cinétie parorale est la responsable exclusive de la formation des fibrilles situées uniquement à la partie droite du cytostome.

INTÉGRATION DANS LE SYSTÈME CILIAIRE BUCCAL. — Cette perte de fonction des cinétosomes des cinéties vestibulaires révèle précisément l'intégration de ces cinéties dans le système ciliaire buccal. Comme les structures péniculiennes très différenciées, elles ne participent pas à la construction de l'appareil fibrillaire.

Le champ vestibulaire de *Urocentrum turbo* que nous assimilons aux cinéties vestibulaires fait partie intégrante de l'infraclature orale. Dans l'opisthe, il résulte de l'ébauche cinétosomienne issue de la cinétie parorale, comme les autres structures ciliaires buccales. Les cinétosomes résiduels qui dégénèrent après l'élaboration de la cinétie parorale, chez les *Frontoniidæ* et les *Parameciidæ* (Fig. VI bis, IX bis, XIX bis, XXX bis), persistent chez *Urocentrum turbo* et reconstituent le champ vestibulaire (Fig. XXXVII).

L'incorporation des cinéties vestibulaires, primitivement somatiques, au système ciliaire péristomien, renforce l'autonomisation de ce dernier. Elle est un argument complémentaire pour prouver que *Urocentrum turbo* est un Hyménostome péniculier des plus évolués.

CHAPITRE III

FIBRES D'ORIGINE CINÉTOSOMIENNE

DE HARVEN et BERNHARD (1956) ont prouvé l'identité de nature du « centriole » et du « corpuscule ciliaire » ou cinétosome, postulée par HENNEGUY (1897), puis généralisée dans le concept de la Cinétide par CHATTON (1924) et LWOFF (1949-1950). Ces auteurs insistent sur le rôle morphogène de ces organites et sur leur pouvoir de synthétiser des protéines fibreuses indispensables à différentes étapes de la cytogénèse : fibres fusoriales, flagelles, filaments des cils, fibres des protozoaires.

Chez les Ciliés, les fibres superficielles, sous-pelliculaires, d'orientation diverse et les fibres qui s'enfoncent profondément dans le cytoplasme ou cinétorhizes constituent des structures variées (METZ, PITELKA et WESTFALL, 1953 ; FAURÉ-FREMIET et ROUILLER, 1955 ; SEDAR et PORTER, 1955 ; FAURÉ-FREMIET, ROUILLER et GAUCHERY, 1956 b).

Au cours de notre étude, nous avons distingué la nature et les propriétés

de ces fibres. Chez les *Frontoniidæ*, les cinétorhizes des cinétosomes des organelles péristomiennes forment l'appareil fibrillaire buccal, tandis que celui-ci est représenté par un système de fibres superficielles chez *Paramecium* et *Urocentrum*.

La microscopie électronique nous a révélé le cinétodesme sur les cinéties buccales (Pl. II, fig. 3) ; nous ne connaissons aucun auteur qui ait signalé sa présence ou tout au moins qui l'ait supposée ou discutée. L'étude de cette fibre nous a amenée à confronter de très nombreux travaux relatifs à sa nature, sa structure, ses caractères, son rôle. Nous avons essayé d'en dégager les traits essentiels et de les comparer aux résultats de nos observations.

Appareil fibrillaire buccal.

APPAREIL FIBRILLAIRE BUCCAL DES *Frontoniidæ*. — De nombreux auteurs ont donné des descriptions détaillées et imagées de cet appareil chez *Frontonia*. La disposition et la forme des « dents » (STEIN, 1859), des « bâtonnets » (MAUPAS, 1883), des « baguettes » (FABRE-DOMERGUE, 1888 ; BALBIANI, 1888), des « côtes flottantes » (PÉNARD, 1922) constituant les « nasses », les « corbeilles », les « cages à claire-voie » sont utilisées souvent pour diversifier les espèces. Pour PÉNARD, *Clathrostoma* ne se distingue de *Frontonia* que par la courbure et la souplesse des « baguettes » péristomiennes. J. GELEI (1954) décrit des fibres dans la cavité buccale de *Disematostoma frontoniiforme*.

Ces observations correspondent aux nôtres et soulignent les caractères topographiques et morphologiques des faisceaux fibreux dérivés des cinétorhizes, celles-ci dépendantes des cinétosomes des peniculi, de la cinétie parorale, des cinéties vestibulaires (fig. IV, Pl. II, fig. 3 et Pl. IV, fig. 4). Ces faisceaux sont de nature protéique et comportent des fibrilles longitudinales, homogènes, régulièrement disposées en séries de plans parallèles (Pl. II, fig. 4).

Des formations analogues se trouvent chez *Stentor* (Hétérotriche) où des cinétorhizes adorales s'ordonnent en profondeur sur un même plan (FAURÉ-FREMIET et ROUILLER, 1955). La grosse fibre vestibulaire de *Campanella* (Péritriche) est certainement liée aux cinétosomes de l'infra-ciliature adorale et, à l'origine, peut être formée de cinétorhizes (ROUILLER et FAURÉ-FREMIET, 1957).

APPAREIL FIBRILLAIRE BUCCAL DES *Frontoniidæ* ET DES GYMNOSTOMES. — STEIN (1859), MAUPAS (1883), FABRE-DOMERGUE (1888), BALBIANI (1888), BRODSKY (1908), PÉNARD (1922), BULLINGTON (1939) rapprochent avec insistance « l'armature buccale » de *Frontonia leucas* et celle des Gymnostomes *Prorodon*, *Nassula*, *Chilodon* et trouvent des ressemblances remarquables de structure et de fonction. BRODSKY a ainsi pressenti d'une part, la parenté des Gymnostomes et des Trichostomes et, d'autre part, celle des Gymnostomes et des Hyménostomes.

La ressemblance apparente de la nasse de *Nassula* avec l'appareil fibrillaire buccal de *Frontonia* a conduit KAHL (1935) à établir l'hypothétique filiation :

Prorodon → *Nassula* → *Clathrostoma* → *Frontonia*.

Les relations phylogénétiques des Trichostomes et des Gymnostomes sont réelles (FAURÉ-FREMIET, 1950 *a, b, c*). Celles des Gymnostomes et des Hyménostomes, déjà envisagées par CORLISS (1956) et par FAURÉ-FREMIET (1957) pourront être prouvées avec des arguments portant à la fois sur la ciliature et les formations fibrillaires buccales.

Chez les Gymnostomes rhabdophores (*Prorodon*), à structure prostomienne, à ciliature buccale non différenciée, les cinéties somatiques constituent la ciliature péristomienne. Des fibres, confondues parfois avec les trichocystes qui peuvent se trouver à leur voisinage immédiat, forment, au-dessus de l'aire buccale, un faisceau intracytoplasmique plus ou moins régulièrement tubulaire, entourant la cavité orale. L'ensemble peut être considéré comme une structure pharyngienne de type primitif. CHATTON pensait que ces fibres sont des cinétorhizes. La « couche à cinétorhizes » existe plus étendue chez *Nicollella clenodactyli* (Pycnotrichidæ) que CHATTON et PÉRARD (1921) font dériver de *Prorodon*.

Les Gymnostomes cyrtophores (*Nassula*) présentent différents exemples de la différenciation de la ciliature péristomienne qui laissent prévoir quelque possibilité de passage aux Hyménostomes tétrahyméniens et aux Hyménostomes péniculiens et probablement aux Apostomes. La nasse de *Nassula* peut-elle être une formation déjà plus évoluée que celle du groupe précédent ? DELAGE et HÉROUARD (1896) notent qu'elle ne peut être confondue avec les « bâtonnets buccaux » de *Prorodon*.

FAURÉ-FREMIET, ROUILLER et GAUCHERY (1956 *b*) ont montré que dans tout l'ensemble des Gymnostomes « l'armature pharyngienne » est constituée par des fibres rigides et élastiques, de nature protéique et paracrystalline. Par leur structure et leur position, ces fibres sont comparables à celles de l'appareil fibrillaire de *Frontonia*. Mais, il est nécessaire de souligner que la formation de ces fibres chez les Gymnostomes est encore bien obscure ; il n'y a rien de certain concernant les cinétorhizes et leur participation à la construction d'un appareil éventuellement identifiable à une nasse.

Cependant, *Nassula* ne peut constituer véritablement un échelon de la série phylogénétique supposée par KAHL. Cette forme paraît la dernière d'un rameau sans évolution ultérieure (FAURÉ-FREMIET, 1958). Il est préférable d'envisager les genres *Paranassula* et *Pseudomicrothorax* comme les membres d'une suite évolutive dont l'origine pourrait se trouver dans les formes primitives d'Holotriches prostomiennes. Parmi celles-ci, quelques espèces de *Prorodon* présentent une différenciation accentuée de l'appareil ciliaire buccal et sont pourvues d'une véritable nasse.

Il est regrettable que nos connaissances ne nous permettent pas de considérer, sans aucun doute, le genre *Clathrostoma* comme le terme de

passage entre les Gymnostomes cyrtophores et les *Frontoniidæ*. Nous pouvons toutefois établir la série :

Gymnostomes rhadophores → Gymnostomes cyrtophores
→ Hyménostomes péniculiens.

APPAREIL FIBRILLAIRE BUCCAL DES *Parameciidæ* ET DES *Urocentridæ*. — Les fibres buccales de *Paramecium* et de *Urocentrum* sont superficielles, produites par les cinétosomes de la cinétie parorale. Chez *Paramecium*, ces fibres qui strient en oblique la paroi du cytostome (fig. XXIX) sont probablement les fibres de BOZLER (1924 *a* et 1926). Nous pensons pouvoir les rapprocher des fibres longitudinales du « réseau pharyngo-œsophagien » de LUND (1933), celles-ci étant dépourvues des « granules ciliaires » que l'auteur a décrits. J. GELEI (1934) a vu ces fibres et les considère comme des tonofibrilles partant des cinétosomes du fond du vestibule. Enfin, nous les assimilons aux « côtes » que EHRET et POWERS (1957) ont observées chez *Paramecium bursaria*.

Des structures semblables se retrouvent chez *Glaucoma*, *Leucophrys* (Hyménostomes tétrahyméniens), chez *Pleuronema* (Hyménostome pleuronémien) et chez les *Ancistrumidæ* (Thigmotriches; CHATTON et LWOFF, 1949-1950).

Les auteurs ne se prononcent pas sur la fonction probable de ces fibres chez *Paramecium*. J. GELEI les décrit implicitement comme des fibres de soutien ; il approuve BOZLER (1926) qui les comparant à la nasse des Gymnostomes semble indiquer qu'il les tient pour des éléments squelettiques.

D'ailleurs, la plupart des auteurs attribuent un rôle de soutien à tout appareil fibrillaire buccal quelle que soit l'origine supposée. Les autres lui accordent une fonction purement mécanique d'« ancrage » de la ciliature péristomienne.

LES FIBRES BUCCALES AU COURS DE LA STOMATOGÉNÈSE. — Au cours de la stomatogénèse, les fibres buccales restent en place et ne subissent aucune différenciation.

Les cinétosomes de la cinétie parorale se multiplient à l'opposé du côté où se dirigent les fibres. Celles-ci persistent pendant la formation de l'ébauche cinétosomienne buccale (Pl. IV, fig. 4).

Les cinétosomes du champ ciliaire qui se déplace vers le pôle postérieur ne portent pas de fibres. Elles sont engendrées, dans la bouche néoformée, avant la séparation du proter et de l'opisthe.

Cinétodesme.

DÉFINITION. — Chez les Hyménostomes péniculiens, le cinétodesme est la fibre superficielle, méridienne, à gauche de laquelle sont alignés les cinétosomes, l'ensemble des cinétosomes et du cinétodesme constituant une cinétie (Pl. IV, fig. 3).

Le cinétodesme ne présente aucune variation morphologique chez ces Ciliés ; ces observations concordent avec celles que nous avons faites antérieurement sur *Tetrahymena piriformis* (1937). Le cinétodesme est identique au type fondamental défini par ses caractères généraux par CHATTON et LWOFF (1935 a).

Nous précisons que chez *Paramecium* de nombreux auteurs, entre autres MAUPAS (1883), MAÏER (1903), KLEIN (1932), LUND (1933) ont imprégné le cinétodesme en même temps que le réseau argyrophile hexagonal en appliquant la « méthode sèche » d'imprégnation argentique. Sur les figures qu'ils ont données, le cinétodesme est la ligne méridienne qui réunit les cinétosomes et passe par l'axe des polygones. La technique d'imprégnation argentique selon CHATTON et LWOFF et la microscopie électronique permettent de distinguer ses caractères et ceux des « lignes hexagonales ».

Sur un Cilié, l'ensemble des cinétodesmes correspond au :

- « Direkt Verbindungs System » (KLEIN, 1932) ;
- « Neuroneme System » (J. GELEI, 1932) ;
- « Longitudinal fibrillar system » (HALL, 1953) ;
- « Inner, kinary system ; primary fibrillar system » (METZ, PITELKA et WESTFALL, 1953 ; SEDAR et PORTER, 1955) ;
- « Interziliäre Fasernsystem » (PARDUCZ, 1958 a).

CARACTÈRES DU CINÉTODESME. — Les figures ci-dessous indiquées permettent de reconnaître :

a) *Sa situation superficielle.* — Il est sous la double membrane recouvrant le cortex chez *Frontonia marina*, comme chez *Paramecium multimicronucleatum* (SEDAR et PORTER, 1955) (Pl. II, fig. 3).

b) *Sa dissymétrie.* — Nous n'avons trouvé aucune exception à la règle de la Desmodexie (Pl. IV, fig. 3), confirmée d'ailleurs par les expériences de WEISZ (1951).

c) *Son individualité.* — Il n'existe aucune anastomose entre les cinétodesmes adjacents, aussi bien sur leur parcours qu'à leurs extrémités polaires (Pl. IV, fig. 3) (Règle de l'Autonomie des cinéties).

Nous n'avons jamais observé le réseau péribuccal de LUND (1933) chez *Paramecium*, ni les commissures entre deux cinéties voisines. A leur place nous avons vu des fibres tangentielles à la surface cellulaire dont la *partie distale se superpose* à un cinétosome d'une cinétie adjacente. KHAISKY (1910) et J. GELEI (1932) les ont figurées dans *Paramecium* et VILLENEUVE-BRACHON (1940) chez *Condyllostoma remanei* (Hétérotriche).

En raison de leur taille, ces fibres n'ont aucun rapport avec les fibrilles décelées par METZ, PITELKA et WESTFALL (1953) qui se détachent accidentellement du cinétodesme.

d) *Sa structure fibrillaire.* — Le cinétodesme est constitué par des fibrilles parallèles entre elles et parallèles à la double membrane corticale (Pl. II, fig. 3).

Chaque fibrille provient d'un cinétosome (CHATTON et LWOFF), se dirige vers le pôle postérieur, se juxtapose aux autres et se dispose « en relais » (PITELKA et METZ, 1952).

Chez *Frontonia marina*, les images sont analogues à celles que METZ, PITELKA et WETSFALL (1954) et SEDAR et PORTER (1955) ont obtenues chez *Paramecium*. WOHLFARTH-BOTTERMANN et PFEFFERKORN (1953) ont fait les mêmes observations chez *Colpidium* et METZ et WESTFALL (1954) chez *Tetrahymena*. L'identité structurale du cinétodesme chez les Hyménostomes apparaît confirmée. Toutefois, les Péritriches présentent quelques différences (FAURÉ-FREMIET et ROUILLER, 1955).

Le cinétodesme rappelle donc de très près chacun des faisceaux de l'appareil fibrillaire buccal des *Frontoniidæ*. Ils sont l'un et l'autre formés de fibres dont l'orientation différente, prédéterminée, n'exclue pas la même origine cinétosomienne, la même nature et la même structure.

e) *Contractilité du cinétodesme*. — Les recherches relatives à la contractilité du cinétodesme semblent limitées chez les Hyménostomes ; rien n'indique chez ces Ciliés et spécialement chez les Péniculiens une efficiente contractilité du cinétodesme.

Nos observations, sur *Paramecium*, en particulier, s'opposent à celles de BROWN (1930) ; elles concordent avec celles de CHATTON et LWOFF (1935 *b*) qui affirment que le cinétodesme n'est pas contractile chez les Thigmotriches.

La connaissance de cette propriété du cinétodesme est plus précise chez les Hétérotriches et les Péritriches, grâce aux travaux de VILLENEUVE-BRACHON (1940) et aux importantes et récentes investigations de FAURÉ-FREMIET et ROUILLER et de leurs collaborateurs (1956 *a*).

RÔLE DU CINÉTODESME. — De très nombreux auteurs avaient admis sans preuve la structure fibrillaire du cinétodesme avant qu'elle ne soit démontrée par CHATTON et LWOFF (1935 *a*) et par les auteurs utilisant la microscopie électronique, ces dernières années. L'hypothèse découlait implicitement du « concept de l'appareil neuro-moteur ou neuro-fibrillaire » édifié avec les éléments les plus disparates, sans qu'il corresponde à des entités naturelles.

Les travaux de REES (1922-1930), BOZLER (1924 *a, b*; 1926), BROWN (1930), LYNCH (1930), JACOBSON (1931), LUND (1933), KIDDER (1934) témoignent du préjugé contemporain attribuant un rôle sensoriel et moteur au cinétodesme. KLEIN (1932) et J. GELEI (1932) pensent qu'il coordonne les mouvements ciliaires, opinion vérifiée en partie par les expériences de YOCOM (1918), de TAYLOR (1920) et de WORLEY (1934).

Les découvertes actuelles ne permettent d'établir aucune correspondance certaine entre la structure fibrillaire du cinétodesme et le rôle supposé de conducteur d'influx nerveux de cette fibre cinétosomienne.

L'analogie des fibrilles du cinétodesme et des unités élémentaires de l'axone des fibres nerveuses des organismes supérieurs est bien prouvée

(HAMILTON, GETTNER et STOCK, 1952), mais, elle n'explique pas comment s'établit la coordination nerveuse, logiquement compliquée, entre les fibrilles juxtaposées, disposées « en relais ». Pour l'admettre, il faut présumer que les éléments fibrillaires du cinétodesme sont orientés l'un par rapport à l'autre et que leur association a les qualités d'un synapse latéral. L'acétylcholine et une acétylcholinestérase spécifique, identifiées chez *Paramecium* et *Tetrahymena*, localisées à la partie sous-pelliculaire de l'ectoplasme (SEAMAN, 1951; SEAMAN et HOULIHAN, 1951) pourraient être les médiateurs chimiques de l'excitation nerveuse passant latéralement d'une fibrille à une fibrille adjacente, séparées l'une de l'autre par un espace infime.

D'après PARDUCZ (1958 *b*) les excitations n'utiliseraient pas les fibres cinétosomiennes, cinétodesmes ou cinétorhizes (conducteurs prédéterminés); elles voyageraient dans la couche corticale, la plus superficielle, en larges vagues qui s'étendraient ensuite dans l'endoplasme.

Le rôle neuromoteur du cinétodesme reste toujours hypothétique. L'analogie des fibrilles du cinétodesme et des fibrilles protéiques amène à conclure que le cinétodesme est une fibre de soutien (SEDAR et PORTER, 1955) plutôt qu'une fibre nerveuse ou contractile. Il joue aussi un rôle dans l'ordonnement des cinétosomes dont il assure l'alignement en cinéties (LWOFF, 1949).

CHAPITRE IV

STRUCTURES CYTOPLASMIQUES BUCCALES

Chez *Paramecium* et chez *Urocentrum*, la bouche est une cavité profonde, nettement délimitée, s'allongeant dans le cytoplasme et dans laquelle se trouvent les organelles ciliées. Le cytopharynx, couloir étroit, prolonge cette cavité et permet l'introduction des éléments nutritifs dans la vacuole digestive.

Frontonia et *Disematostoma* ont une bouche moins différenciée; elle est constituée par une dépression cuticulaire superficielle, étalée et portant les structures ciliées.

Suivant l'axe longitudinal de cette aire déprimée, une fosse évasée, peu profonde est creusée dans le cytoplasme (Pl. II, fig. 1). Son bord droit, abrupt, porte un bourrelet fortement marqué sur les imprégnations argentiques. Ces caractères sont particuliers aux Ciliés de la famille des *Frontoniidae*.

La microscopie électronique révèle que la zone protoplasmique localisée autour de cette fosse a une structure vésiculaire. Cette structure est identique à celle de la lèvre ectoplasmique, recouverte par les cinéties somatiques, qui délimite la région buccale des Gymnostomes; elle constitue un caractère important et définitif des Gymnostomes (FAURÉ-FREMIET, 1958).

Les *Frontoniidæ* se nourrissent de proies souvent très volumineuses (GOLDMITH, 1922 ; BROOK, 1952) qui sont ingérées au niveau de ce cytoplasme vésiculeux. Il semble qu'elles doivent être « mouillées » d'abord par le protoplasme. Les mécanismes d'ingestion rappellent ceux de la « phagocytose » ou « import » des Amibes et ceux de l'ingestion des Gymnostomes (FAURÉ-FREMIET et DRAGESCO, 1949). Les proies sont guidées ensuite par les fibres pharyngiennes.

Nous avons déjà vu que les formations fibrillaires péristomiennes pouvaient établir quelques affinités entre les Gymnostomes et les *Frontoniidæ*. La structure vésiculaire du cytoplasme buccal et le mode d'ingestion, semblables chez les uns et les autres, sont des caractères qui rendent certainement leur parenté plus étroite.

CHAPITRE V

ARGYROME

DÉFINITION. — Conformément à la définition de CHATTON et LWOFF (1935 *b*), nous comprenons dans l'*argyrome* les formations pelliculaires qui s'imprègnent par la réduction immédiate de sels d'argent à la lumière. La substance argyrophile se présente à l'état figuré sous forme d'un réseau à mailles d'ampleur variable et de contours très divers. Les lignes argyrophiles ou *argyronèmes* n'ont pas de discontinuité aux pôles où elles s'anastomosent. Elles investissent des corpuscules argyrophiles de deux sortes : les cinétosomes et les corpuscules correspondant aux trichocystes et aux protrichocystes (trichocystosomes et protrichocystosomes).

L'*argyrome* de *Frontonia*, *Disematostoma*, *Stokesia*, dessine un quadrillage, celui de *Paramecium* un réseau hexagonal. Chez *Urocentrum*, les lignes argyrophiles sont rayonnantes au pôle antérieur, longitudinales et transversales sur la zone annulaire et à mailles irrégulières sur la calotte postérieure.

La définition du « Silberliniensystem » de KLEIN (1932) concorde avec celle de l'*argyrome* de CHATTON et LWOFF ; cependant, KLEIN, préjugant du rôle nerveux du système argyrophile, distingue dans le « Silberliniensystem » le système conducteur direct (Direkt Verbindungs system) et le système conducteur indirect (Indirekt verbindungs system). Ce dernier est seul l'analogue de l'*argyrome*. Chez *Paramecium*, il est formé uniquement par les polygones décrits par MAUPAS, KLEIN, J. GELEI, LUND et autres. Nous avons déjà noté (p. 503) que le filament imprégné par ces auteurs, passant par l'axe des polygones et reliant longitudinalement les cinétosomes, est un cinétodesme (Direkt Verbindungs system).

CHATTON et LWOFF (1936) ont défini l'*argyrome* comme un système « substantiellement, structuralement, topographiquement distinct du cinétome ».

L'*argyrome* est aussi différent du « réseau infraciliaire » de G. GELEI (1937).

Nous considérons comme équivalents de l'*argyrome* : le « polygonal fibrillar complex », l'« hexagonal pattern » (anciens auteurs), l'« indirekt Verbindungs system » (KLEIN, 1932), l'« outer fibrillar system » (LUND, 1933 ; SEDAR et PORTER, 1955), le « stützgitter system » (J. GELEI), l'« outer polygonal network » (RAABE, 1949), l'« outer pellicular system » (WICHTERMAN, 1953), l'« outer lattice » (METZ, PITELKA et WESTFALL, 1953), l'« äussere Gitter » (PARDUCZ, 1958).

CHATTON et BRACHON (1935) ont opposé l'*argyrome* « système essentiellement

imprégnable » au cinétome « système colorable ». Plus tard, CHATTON enseignait que cette discrimination était erronée et que l'argyrome pouvait être coloré.

DE PUYTORAC (1954) a donné la liste des colorants agissant sur la substance argyromienne. Nous pouvons y ajouter le *bleu de bromophénol mercurique*. Avec lui, en effet, nous obtenons l'image d'un réseau à la surface du cortex. Nous avons la certitude que ce réseau est topographiquement identique à celui que nous imprégnons à l'argent et que nous nommons argyrome.

NATURE DE L'ARGYROME. — Chez *Frontonia*, *Disematostoma*, *Paramecium*, l'utilisation de la nigrosine facilite la mise en évidence de la configuration de la surface cellulaire. Celle-ci est modelée superficiellement en un réseau dessinant des mailles limitant une aire déprimée au centre. Le cil (ou les cils) surgit de cette dépression. L'argent réduit, ainsi que le bleu de bromophénol mercurique, soulignent fidèlement ce relief réticulé. La microscopie électronique, chez *Frontonia marina* (Pl. IV, fig. 5), indique que le cortex est recouvert par une double membrane et qu'il comporte des arêtes régulièrement disposées autour de groupes de trois cinétosomes chacun, situés dans une fossette. Ces arêtes correspondent aux côtés des carrés caractéristiques du modelage de la pellicule (fig. VIII).

Nous obtenons ici les mêmes résultats que SEDAR et PORTER (1955) chez *Paramecium*. Les différences font ressortir justement les détails de topographie très peu dissemblable de l'argyrome de *Frontonia marina* et de *Paramecium multimicronucleatum*.

Les travaux de METZ, PITELKA et WESTFALL (1953) et de SEDAR et PORTER (1955) révèlent la continuité de la couche ectoplasmique. Le réseau polygonal de *Paramecium* est intimement associé à la membrane et aucune discontinuité n'est décelée dans la pellicule. SEDAR et PORTER affirment que seule la substance constituant les crêtes des arêtes rompt l'uniformité en paraissant plus dense que celle du cytoplasme sous-jacent.

Nos observations sont encore analogues. La même condensation de substance est visible au niveau des crêtes pelliculaires de *Frontonia marina* (Pl. IV, fig. 5). De plus, la lèvre droite du péristome, très marquée sur les imprégnations chez tous les *Frontoniidae*, se révèle garnie de crêtes serrées, épaisses, substantiellement conformes aux crêtes corticales (Pl. II, fig. 1 et Pl. IV, fig. 5).

Sur ces îlots particuliers, cette substance, en raison même de sa densité, serait élective à l'argent réduit à la lumière et à certains colorants ou plus facilement imprégnable et colorable que l'ensemble du cytoplasme cortical. Nous concevons alors, chez les Péniculiens, la nature de l'argyrome différente de celle que lui accorde DE PUYTORAC (1952), chez les Ciliés astomes.

Nos Ciliés ne semblent pas posséder des plaques pelliculaires. La substance argyromienne ne paraît être ici le ciment interstitiel unissant les plaques de la cuticule dont l'existence a été suggérée par CHATTON et LWOFF (1936), par analogie avec celui de la cuticule des Péridiniens (BIECHELER, 1934) et avec la substance intercellulaire des épithéliums et des endothéliums (RANVIER), révélés par l'imprégnation argentique.

L'argyrome n'est pas du tout la trace des parois des alvéoles (KITTLEIN-

TEIN), perpendiculaires à la cuticule, de la couche alvéolaire de Bütschli à laquelle KLEIN (1926) homologuait la « zwischen substanz » du « Silberliniensystem ».

CARACTÈRES DE L'ARGYROME. — a) La *plasticité* de l'argyrome exprime sa nature ; partie intégrante du cytoplasme cortical, il est sensible à toutes les fluctuations cellulaires et les reflète.

Sa topographie se modifie rapidement non seulement suivant les phases de la vie normale du Cilié : division, conjugaison et enkystement (KLEIN, 1927-1928 ; CHATTON et LWOFF, 1930), mais aussi suivant l'état physiologique (sécrétion de tectine, KLEIN, 1928) ou pathologique de l'Infusoire (KLEIN, 1937).

Essentiellement superficielle, il subit, plus que toute autre structure, les méfaits de la dessiccation. C'est la raison pour laquelle son étude ne peut se faire par l'application de « la méthode sèche ».

Enfin, ses modifications sont importantes suivant le milieu dans lequel vit le Cilié. Chez *Tetrahymena piriformis*, nous avons observé (1937) que le passage des individus d'un milieu bactérien à différents milieux abacériens détermine la formation d'argyronèmes surnuméraires et les variations des sinuosités du système, propres à chaque milieu. Le plan d'ensemble est conservé, mais les différenciations topographiques sont si nettes qu'elles excluent toute possibilité d'attribuer à l'argyrome un caractère spécifique, si le milieu n'est pas défini au préalable.

L'argyrome d'un Cilié peut se décrire, mais, il importe de ne pas s'attacher aux détails. L'étude se fait le plus souvent sur des individus provenant d'un « milieu naturel » ou cultivés dans des conditions très proches de celles qui sont dans la nature. Les variations argyromiennes ont ainsi peu d'ampleur et sont peu perceptibles. Il n'en reste pas moins que le schéma de l'argyrome n'est particulier ni au genre, ni au groupe. DE PUYTORAC (1954) a justement parlé d'un « faciès » argyromien ; celui-ci n'est intéressant que lorsque les individus sont étudiés dans les mêmes conditions de vie.

b) La *plasticité* évidente de l'argyrome ne peut se concilier avec la structure fibrillaire que lui attribue KLEIN (1932). Le « Silberliniensystem » serait formé de fibrilles élémentaires s'associant secondairement en fibrilles composées. Mais, KLEIN a posé le dilemme : il insiste avec raison sur la plasticité de l'argyrome et il est d'avis qu'une structure fibrillaire ne pourrait que s'opposer à ce caractère principal.

Les micrographies électroniques révèlent que l'argyrome n'est pas un système fibrillaire. Comme chez *Frontonia*, le « réseau » de *Paramecium* n'apparaît constitué par aucune fibrille (METZ, PITELKA et WESTFALL, 1953 ; SEDAR et PORTER, 1955).

Il devient impossible d'assimiler les lignes argyromiennes aux « neurofibrilles » de KLEIN (1932) ou aux « neuronèmes » de J. GELEI (1939), de leur attribuer un rôle conducteur d'influx nerveux et d'admettre qu'elles sont la partie périphérique de l'appareil neuro-moteur (KLEIN, 1932 ; J. GELEI, 1932).

c) *L'argyrome n'a aucune caractère évolutif.* — La description de l'argyrome de nombreux Ciliés et des Hyménostomes péniculiens qui nous intéressent particulièrement apporte la preuve que l'argyrome n'a aucun caractère évolutif comme le prétendait KLEIN (1932). Cet auteur pense que le type primitif d'argyrome se présente sous la forme d'un réseau à mailles fines, irrégulières, coïncidant avec les « alvéoles » de Bütschlii. Par amplification de ses mailles, il devient un réseau lâche, dessinant des rectangles plus ou moins réguliers. Cet argyrome tend à se modeler sur les stries ciliaires et à se transformer en un système de lignes méridiennes.

La manière dont KLEIN représente l'évolution de l'argyrome semble correspondre à une conception phylogénétique qui ne nous paraît pas justifiée.

L'argyrome de *Frontonia*, *Disematostoma*, *Stokesia*, *Paramecium* est constitué par des quadrilatères ou des hexagones orientés suivant les cinéties. Chez *Tetrahymena piriformis*, par exemple, le plan général de l'argyrome reproduit mieux celui du cinétome, mais il est beaucoup complexe. Les lignes méridiennes décrivant des sinuosités très irrégulières et réunies seulement aux pôles par des anastomoses (meridian I de KLEIN) correspondent aux cinéties, les autres sont intermédiaires à deux cinéties consécutives (meridian II). Ce système serait plus évolué que celui des Hyménostomes péniculiens d'après Klein. Or, il est établi que *Tetrahymena piriformis* est le type primitif des Hyménostomes ; les Hyménostomes péniculiens sont hautement évolués comme le prouve l'étude de leur morphogénèse. Les variations de l'argyrome ne correspondent pas aux différenciations phylogénétiques du cinétome.

Il est évident qu'il existe une conformation de la topographie argyromienne au plan linéaire cinétosomien. Mais, il semble régulier que l'argyrome, formation cytoplasmique pelliculaire, se modèle sur le cinétome, si l'on admet que celui-ci constitue l'architecture des Ciliés, selon CHATTON et LWOFF.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

L'étude des Hyménostomes péniculiens nous apporte non seulement des résultats importants relatifs à la morphologie, mais aussi des vues nouvelles sur la systématique et les affinités de ces Ciliés.

1° Nos recherches qui portaient essentiellement sur les infraciliatures somatique et buccale nous ont conduite à considérer certaines structures superficielles, corticales, dépendantes du cinétome et à les distinguer de celles appartenant à l'argyrome. Ce dernier système ainsi que les fibres d'origine cinétosomienne ont particulièrement retenu notre attention ; leur examen a déterminé quelques conclusions préliminaires :

a) Des fibres issues des cinétosomes constituent l'appareil fibrillaire buccal des Hyménostomes péniculiens ; les faisceaux fibreux de « l'arma-

ture pharyngienne » des *Frontoniidæ* dérivent des cinétorhizes des cinéties péristomiennes ; des fibres superficielles, produites par les cinétosomes de la cinétie parorale, garnissent la cavité orale des *Parameciidæ* et des *Urocentridæ*.

b) Le cinétodesme est présent sur les cinéties buccales ; nous avons précisé aussi les caractères et le rôle de cette fibre méridienne.

c) L'argyrome nous apparaît être fondamentalement la partie superficielle du cytoplasme cortical, modelé en arêtes ; il semble ne présenter aucune discontinuité, aucune structure fibrillaire, aucune plaque chez les Péniculiens. Nous le colorons avec le bleu de bromophénol mercurique. Les colorants appropriés et l'imprégnation argentique soulignent fidèlement le modelage argyromien.

De plus, nous avons discerné les caractères morphologiques et morphogénétiques de *Frontonia*, *Disematostoma*, *Stokesia*, *Paramecium*, *Urocentrum* et nous pouvons déduire :

2° Les Ciliés appartenant aux genres *Frontonia*, *Disematostoma*, *Stokesia*, *Paramecium* et *Urocentrum* présentent nettement les caractères des Hyménostomes péniculiens, tels que FAURÉ-FREMIET les a définis (1950) : ciliature buccale possédant des peniculi.

3° Ces Ciliés ont des caractères précis et originaux :

a) La ciliature orale est constituée chez *Frontonia*, *Disematostoma*, *Stokesia*, *Paramecium*, *Urocentrum* ⁽¹⁾ par quatre structures particulières et différenciées : trois peniculi et une cinétie parorale.

b) La stomatogenèse comporte la formation d'une ébauche cinétosomienne à partir des cinétosomes de la cinétie parorale.

c) L'autonomisation du système ciliaire buccal est typique.

4° Ils forment un groupe homogène en raison même des caractères de leur ciliature somatique et péristomienne. Le genre *Frontonia* peut être considéré comme le type primitif des Hyménostomes péniculiens.

5° L'étude des différentes parties de la bouche, de ses cinéties vestibulaires, de ses éléments fibrillaires et de ses structures cytoplasmiques nous permet de ranger ces genres dans quatre familles :

a) *Famille des Frontoniidæ* : les genres *Frontonia* et *Disematostoma* forment une unité morphologique remarquable qu'accentue l'uniformité des processus morphogénétiques. Ils sont classés justement par KAHN (1935) dans la même famille des *Frontoniidæ*.

b) *Famille des Stokesiidæ* : *Stokesia vernalis* est classé dans la nouvelle famille des *Stokesiidæ*.

c) *Famille des Parameciidæ* : les espèces du genre *Paramecium* sont étroitement unies et réunies dans la famille des *Parameciidæ*.

(1) Des observations récentes (1961) prouvent que *Urocentrum turbo* possède trois peniculi, le peniculus P1 étant formé par deux groupes coalescents de trois cinéties chacun.

d) *Famille des Urocentridæ* : la disposition particulière de la ciliature somatique, l'incorporation du système ciliaire vestibulaire au système ciliaire buccal isolent *Urocentrum turbo*. Il a été classé à tort par KÄHL (1935) dans la famille des *Frontoniidæ* dont il est très éloigné. Il est préférable de le ranger dans une nouvelle famille, celle des *Urocentridæ* qui sera voisine de la famille des *Parameciidæ* à cause de la situation sous-pelliculaire de l'ébauche cinétosomienne buccale.

6° Les Hyménostomes péniculiens sont les descendants directs des Hyménostomes tétrahyméniens. Le plan ciliaire buccal du type tétrahyménien dont l'évolution est très nette (MUGARD, 1919) se retrouve chez les Hyménostomes péniculiens. Les différentes espèces tétrahyméniennes et l'espèce péniculienne *Espejoia mucicola* offrent tous les stades intermédiaires des processus de la stomatogenèse qui aboutissent à ceux des Hyménostomes péniculiens.

7° Une filiation existe entre les Hyménostomes péniculiens et les Hyménostomes pleuronémiens. La relation des Hyménostomes péniculiens avec les Thigmotriches est établie par les Hyménostomes pleuronémiens.

8° Nous avons saisi les affinités des *Frontoniidæ* et des Gymnostomes cyrtophores grâce à l'analogie des formations fibrillaires orales et de la structure vésiculaire du cytoplasme buccal.

9° Les Hyménostomes péniculiens constituent un groupe hautement évolué des Holotriches, le groupe le plus évolué des Hyménostomes dont les principales familles forment la lignée orthogénétique : *Frontoniidæ* → *Stokesiidæ* → *Parameciidæ* → *Urocentridæ*.

BIBLIOGRAPHIE

- BALBIANI (E. G.). — 1888. — Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. *Rec. Zool. Suisse*, 5, 1-72.
- BEARDSLEY (A. E.). — 1902. — Notes on Colorado Protozoa. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 13.
- BHATIA (B. L.) et MULLICK (B. K.). — 1930. — On some fresh-water Ciliates from Kashmir. *Arch. Protistenk.*, 72, 390-403.
- BIECHLER (B.). — Sur le réseau argentophile et la morphologie de quelques Péri-diniens nus. *C. R. Soc. Biol.*, 115, 1038-1041.
- BOOZLER (E.). — 1924 a. — Ueber die Morphologie der Ernährungsorganelle und Physiologie der Nahrungsaufnahme von *Paramecium caudatum* Ehrb. *Arch. Protistenk.*, 49, 163-215. — 1924 b. — Ueber die Physikalische Erklärung der Schlundfadenströmungen, ein Beitrag zur Theorie der Protoplasmaströmungen. *Z. Vergleich. Physiol.*, 2, 82-90. — 1926. — Reizphysiologische Untersuchungen an Paramecien. *Zool. Anz.*, 2, 124-129.
- BRODSKY (A.). — 1908. — Observations sur la structure intime de *Frontonia leucas* Ehrb. *Rev. Suisse Zool.*, 16, 75-129.
- BROOK (A. F.). — 1952. — Some observations on the feeding of Protozoa on fresh-water algæ. *Hydrobiologia*, 4, 281-293.
- BROWN (V. E.). — 1930. — The neuromotor apparatus of *Paramecium*. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 70, 469-481.
- BULLINGTON (W. E.). — 1939. — A study of spiraling in the Ciliate *Frontonia*, with a review of the genus and a description of two new species. *Arch. Protistenk.*, 92, 10-66.

- BÜTSCHLI. — 1887-1889. — *Protozoa* in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreich.
- CHATTON (E.). — 1924. — Sur les connexions flagellaires des éléments flagellés. Centrosomes et mastigosomes. La cinétide, unité cinéto-flagellaire. Cinétides simples et cinétides composées. *C. R. Soc. Biol.*, **91**, 577-581. — 1940. — Sur une méthode d'impregnation rapide à l'argent réduit par l'hydroquinone. *C. R. Soc. Biol.*, **134**, 229-232.
- CHATTON (E.) et BRACHON (S.). — 1935. — Discrimination chez deux Infusoires du genre *Glaucoma*, entre système argentophile et infraciliature. *C. R. Soc. Biol.*, **118**, 399-402.
- CHATTON (E.) et LWOFF (A.). — 1930. — Impregnation par diffusion argentique de l'infraciliature des Ciliés marins et d'eau douce, après fixation cytologique et sans dessiccation. *C. R. Soc. Biol.*, **104**, 834-836. — 1935 a. — La constitution primitive de la strie ciliaire des Infusoires. La desmodexie. *C. R. Soc. Biol.*, **118**, 1068-1072. — 1935 b. — Les Ciliés Apostomes. I. Aperçu historique et général; étude monographique des genres et des espèces. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, **77**, 1-453. — 1936. — Techniques pour l'étude des protozoaires, spécialement de leurs structures superficielles (cinétome et argyrome). *Bull. Soc. Fr. de Microscopie*, **5**, 25-39. — 1949. — Recherches sur les Ciliés Thigmotriches. I. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **86**, 169-253. — 1950. — Recherches sur les Ciliés Thigmotriches. II. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **86**, 393-485.
- CHATTON (E.), LWOFF (A.) et LWOFF (M.). — 1929. — Les infraciliatures et la continuité génétique des systèmes ciliaires récessifs. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **188**, 1190-1192. — 1931 a. — L'infraciliature de l'Infusoire Thigmotriche *Sphenophrya dosiniae* Ch. et Lw. Structure, topographie et développement. *C. R. Soc. Biol.*, **108**, 532-535. — 1931 b. — L'origine infraciliaire et la genèse des trichocystes et des trichites chez les Ciliés *Fættingeriidae*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **193**, 670-673.
- CHATTON (E.), LWOFF (A.), LWOFF (M.) et MONOD (J.). — 1931. — La formation de l'ébauche buccale postérieure chez les Ciliés en division et ses relations de continuité avec la bouche antérieure. *C. R. Soc. Biol.*, **107**, 540-544.
- CHATTON (E.), LWOFF (A.), LWOFF (M.) et TELLIER (L.). — 1929. — L'infraciliature et la continuité génétique des blépharoplastes chez l'Acinétién *Podophrya fixa* O. F. Muller. *C. R. Soc. Biol.*, **100**, 1191-1196.
- CHATTON (E.) et PÉRARD (C.). — 1921. — Les *Nicollellidae*, Infusoires intestinaux des Gondis et des Damans, et le « Cycle évolutif » des Ciliés. *Bull. Biol. France-Belgique*, **55**, 87.
- CHATTON (E.) et SÉGUELA (J.). — 1940. — La continuité génétique des formations ciliaires chez les Ciliés Hypotriches. Le cinétome et l'argyrome au cours de la division. *Bull. Biol. France-Belgique*, **74**, 349-442.
- CHATTON (E.) et VILLENEUVE-BRACHON (S.). — 1937. — La division de la bouche et la formation du péristome chez les Péritriches (*Cyclochaeta astropectinitis* n. sp.). Leur continuité génétique immédiate. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **204**, 538-541.
- CHILD (F. M.) et MAZIA (D.). — 1956. — A method for the isolation of the parts of Ciliates. *Experientia*, **12**, n° 4, 161.
- CORLISS (J. O.). — 1952 a. — Comparative studies on holotrichous ciliates in the *Colpidium-Glaucoma-Leucophrys-Tetrahymena* Group. I. General considerations and history of strains in pure culture. *Trans. Am. Microscop. Soc.*, **71**, 159-184. — 1952 b. — Characterization of the family *Tetrahymenidae*, new fam. *Proc. Soc. Protozool.* (Abst.), **3**, 4. — 1953. — Comparative studies on holotrichous ciliates in the *Colpidium-Glaucoma-Leucophrys-Tetrahymena* Group. II. Morphology, life cycles and systematic status of strains in pure culture. *Parasitology*, **43**, 49-87. — 1954. — The buccal apparatus and systematic status of *Glaucoma frontata* (*Dallasia frontata* Stokes). *J. Morphol.*, **94**, 199-219. — 1955. — Proposed uniformity in naming « mouth parts » in Ciliates. *J. Protozool.* (Abst.), **2**, 12 (suppl.). — 1956. — On the Evolution and Systematics of ciliated Protozoa. *Systematic Zoology*, **5**, 68-140.
- DEFLANDRE (G.). — 1929. — Sur l'introduction de la nigrosine dans la technique des frottis secs d'Infusoires. *Ann. Protistol.*, **2**, 121-124.
- DELAGE (Y.) et HÉROUARD (E.). — 1896. — *Traité de Zoologie*. I. Paris.
- DIESING (K. M.). — 1866. — Revision der Prothelminthensitzber. d. k. Akad. der Wiss. Wien., **53**.

- DIPPEL (R. V.). — 1955. — A temporary stain for *Paramecium* and other ciliate Protozoa. *Stain Technology*, **30**, 69-71.
- DOFLEIN (F.) et REICHENOW (E.). — 1953. — *Lehrbuch der Protozoenkunde*, 6th éd., G. Fischer, Iena.
- DRAGESCO (J.). — 1954. — Contribution à la connaissance d'un Infusoire commensal de l'*Amphioxus* : *Frontonia branchiostomæ*. *Vie et Milieu*, **4**, 605-607.
- EHRENBERG (C. G.). — 1838. — *Die Infusionstierchen als colk. Org.* Leipzig.
- EHRET (C. F.) et POWERS (E. L.). — 1957. — The organisation of gullet organelles in *Paramecium bursaria*. *J. Protozool.*, **4**, 55-59.
- FABRE-DOMERGUE (P.). — 1888. — Recherches anatomiques et physiologiques sur les Infusoires Ciliés. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, **5**, 1-140. — 1891. — Matériaux pour servir à l'histoire des Infusoires Ciliés. *Ibid.*
- FAURÉ-FREMIET (E.). — 1924. — Contribution à la connaissance des Infusoires planctoniques. *Bull. Scient. France et Belgique*. Suppl. **6**. — 1949. — Morphologie comparée des Ciliés Holotriches *Trichostomata* et *Hymenostomata*. *C. R. XIII^e Congrès Inter. Zool.*, Paris, 1948, 215-216. — 1950 a. — Morphologie comparée et systématique des Ciliés. *Bull. Soc. Zool. France*, **75**, 109-122. — 1950 b. — Mécanismes de la morphogenèse chez quelques Ciliés Gymnostomes Hypostomiens. *Arch. Anat. Micro. Morphol. exp.*, **39**, 1-14. — 1950 c. — Morphologie comparée des Ciliés Holotriches *Trichostomes*. *An. Acad. Brasil Ciencias*, **22**, 257-261. — 1953. — La bipartition éniantrope chez les Ciliés Oligotriches. *Arch. Anat. Micro. Morphol. exp.*, **42**, 209-225. — 1954 a. — Les problèmes de la différenciation chez les Protistes. *Bull. Soc. Zool. France*, **79**, 311-329. — 1954 b. — Morphogenèse de bipartition chez *Urocentrum turbo* (Cilié Holotriche). *J. Embryol. exp. Morph.*, **2**, 227-238. — 1956. — Microscopie électronique. Présentation de documents photographiques. *Bull. Soc. Zool. France*, **131**, 9. — 1958. — La différenciation des structures buccales au cours de l'évolution des *Ciliata*. *Communication à l'Académie flamande*. Sous presse.
- FAURÉ-FREMIET (E.) et DRAGESCO (J.). — 1949. — Mécanismes physiques de l'ingestion des proies chez certains Ciliés. *C. R. XIII^e Congrès Inter. Zool.*, Paris, 1948, 200.
- FAURÉ-FREMIET (E.) et MUGARD (H.). — 1949. — Le dimorphisme d'*Espejoia mucicola*. *Hydrobiologia*, **1**, 379-389.
- FAURÉ-FREMIET (E.) et ROUILLER (C.). — 1955. — Microscopie électronique des structures ectoplasmiques chez les Ciliés du genre *Stentor*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **241**, 678-680.
- FAURÉ-FREMIET (E.), ROUILLER (C.) et GAUCHERY (M.). — 1956 a. — Les structures myoïdes chez les Ciliés. Étude au microscope électronique. *Arch. Anat. Micro. Morphol. exp.*, **45**, 139-161. — 1956 b. — Armatures protéiques pharyngiennes des Ciliés. *Electron Microscopy Proc. Stockholm Conference*, 216-218.
- FLORENTIN (M. R.). — 1899. — Études sur la faune des mares salées de Lorraine. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, **10**.
- FOCKE (C. W.). — 1836. — Ueber einige Organisationsverhältnisse bei polygastrichen Infusorien und Räertieren. *Isis*.
- FURGASON (W. H.). — 1940. — The significant cytostomal pattern of the « *Glaucoma-Colpidium* Group » and a proposed new genus and species. *Arch. Protistenk.*, **94**, 224-226.
- GELEI (G.). — 1937. — Ein neues Fibrillensystem im Ectoplasma von *Paramecium*. *Arch. Protistenk.*, **89**, 133-162. — 1925. — Uj *Paramecium* szeged környékéről. *Paramecium nephridiatum* nov. sp. *Allatani közlemények*, **22**, 121-162. — 1932. — Die reizleitenden Elemente der Ciliaten in nass hergestellten Silber-bzw. gold präparaten. *Arch. Protistenk.*, **77**, 152-174. — 1934. — Der feinere Bau des Cytopharynx von *Paramecium* und seine systematische Bedeutung. *Arch. Protistenk.*, **82**, 331-362. — 1938. — Beiträge zur Ciliatenfauna der Umgebung von Szeged. VII. *Paramecium nephridiatum*. *Arch. Protistenk.*, **91**, 343-356. — 1939. — Das äussere Stützgerüstsystem des *Paramecium* kör pers. *Arch. Protistenk.*, **92**, 245-272. — 1952. — Nékány szé a csillósok *Trichostoma* alrendjének rendszerezőhöz. Einiges ueber die systematik des Unterordnung *Trichostomata* der Ciliaten. *Ann. Biol. Univ. Hung.*, **1**, 351-360 (sommaire en allemand, 356-360). — 1954. — Ueber die Lebensgemeinschaft einiger temporärer Tüpel III Ciliaten. *Arch. Biol. Hung.*, **5**, 259-343.
- GELEI (J.) et HORVÁTH (P.). — 1933. — Wandernde Exkretionsvacuolen bei den Protozoen. *Arch. Protistenk.*, **81**, 331.

- GOLDSMITH (W. M.). — 1922. — The process of ingestion in the ciliate *Frontonia*. *J. exp. Zool.*, **36**, 333-351.
- HALL (R. P.). — 1953. — *Protozoology*. Prentice Hall. New York.
- HAMILTON (L.), GETTNER (M.) et STOCK (C. C.). — 1952. — A study of the fine structure of *Paramecium aurelia* « killers » and « sensitives ». *J. Appl. phys.*, **23**, 163.
- HANSON (E. D.). — 1955. — Inheritance and regeneration of cytoplasmic damage in *Paramecium aurelia*. *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.*, **41**, 783-786.
- HARVEN (E. DE) et BERNHARD (W.). — 1956. — Étude au microscope électronique de l'ultrastructure du Centriole des Vertébrés. *Z. Zellforsch. u. mikroskop. Anat.*, **45**, 378-398.
- HENNEGUY (L.). — 1897. — Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. *Arch. Anat. Microsc.*, **1**, 481-496.
- HERTWIG (R.). — 1889. — Ueber die Conjugation der Infusorien. *Abhandl. bayer. Akad. Wiss.*, **17**, 150-233.
- HILL (J.). — 1752. — *History of Animals*, in General Nature History, London, **3**.
- HOOD (C. L.). — 1927. — The Zoochlorellæ of *Frontonia leucas*. *Biol. Bull.*, **52**, 79-87.
- HYMAN (L.). — 1940. — *The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora*. McGraw-Hill, New York.
- JACOBSON (I.). — 1931. — Fibrillär Differenzierungen bei Ciliaten. *Arch. Protistenk.*, **75**, 31-100.
- KARL (A.). — 1926. — Neue und wenig bekannte Formen der Holotr. u. Heterotr. Ciliaten. *Arch. Protistenk.*, **55**, 135-149. — 1930-1935. — *Urtiere oder Protozoa*. G. Fischer, Iena.
- KALMUS (H.). — 1931. — *Paramecium das Pantoffeltierchen*. G. Fischer, Iena.
- KENT (S.). — 1882. — *A manual of the Infusoria*, London.
- KHALINSKY (A.). — 1910. — Zur Morphologie und Physiologie einiger Infusorien (*Paramecium caudatum*). *Arch. Protistenk.*, **21**, 1-60.
- KIDDER (G. W.). — 1934. — Studies on the Ciliates from fresh water mussels. I. The structure and neuromotor system of *Conchoptirus*. *Biol. Bull.*, **66**, 69-90.
- KLEIN (B.). — 1926. — Ergebnisse mit einer silbermethode bei Ciliaten. *Arch. Protistenk.*, **56**, 243-279. — 1927. — Die silberliniensystem der Ciliaten. *Ibid.*, **58**, 55-142. — 1928. — Infusorien studien. II. Bau und lebensgewohnheiten eines Infusorienräubers. 6^e *Der Naturforsch.*, **7**, 316-323. — 1930. — Das silberliniensystem der Ciliaten weitere Ergebnisse. *Arch. Protistenk.*, **69**, 235-326. — 1932. — Das Cilien system. *Ergeb. Biol.* 8 Band, **1**, 137. — 1937. — Regionäre Reaktionen im Silberlinien-oder neuroformativen System der Ciliaten. *Arch. Protistenk.*, **88**, 192-210.
- LAUTERBORN (R.). — 1894. — Die pelagischen Protozoen und Rotatorion Helgolands. *Wiss. Meeresunters. N. F.*, **1**.
- LEEUEWENHOEK (A.). — 1674. — *Phil. Trans. Royal Soc.*, **9**, 178-182.
- LIEBERMANN (P. R.). — 1929. — Ciliary arrangement in different species of *Paramecium*. *Am. Microscop. Soc.*, **48**, 1-11.
- LUND (E. E.). — 1933. — A correlation of the silverline and neuromotor systems of *Paramecium*. *Univ. Calif. Pubs.*, **39**, 35-76. — 1941. — The feeding mechanisms of various ciliated Protozoa. *J. Morphol.*, **69**, 563-573.
- LWOFF (A.). — 1949. — Les organites doués de continuité génétique chez les Protistes. Dans « Unités biologiques douées de continuité génétique ». *Colloques internationaux du Centre national de la Recherche scientifique*, **8**, 7-23. — 1950. — *Problems of Morphogenesis in Ciliates*. Wiley, New-York.
- LWOFF (A.) et LWOFF (M.). — 1931. — Recherches morphologiques sur *Leptomonas ctenocephali* Fanth. (Trypanosomide). Remarques sur le corps parabasal. *Bull. Biol. France-Belgique*, **65**, 170.
- LYNCH (J. E.). — 1930. — Studies on the Ciliates from intestine of *Strongylocentrotus*. *Univ. Calif. Pubs. Zool.*, **33**, 307-350.
- MAÏER (H. N.). — 1903. — Ueber den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. *Arch. Protistenk.*, **2**, 75-179.
- MAST (S. O.). — 1947. — The food vacuole in *Paramecium*. *Biol. Bull.*, **92**, 31-72.
- MAUPAS (E.). — 1883. — Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusores Ciliés. *Arch. Zool. exp. et gén.*, **1**, 427-664.
- METZ (C. B.), PITELKA (D. R.) et WESTFALL (J. A.). — 1953. — The ciliary system of Ciliates as revealed by the electron microscope. I. *Paramecium*. *Biol. Bull.*, **104**, 408-425.

- METZ (C. B.) et WESTFALL (L. A.). — 1954. — The fibrillar system of Ciliates as revealed by the electron microscope. II. *Tetrahymena*. *Biol. Bull.*, **104**, 106-117.
- MUGARD (H.). — 1949. — Contribution à l'étude des Hyménostomes histophages. *Ann. Soc. Nat. Zool.*, **10**, 171-268.
- MÜLLER (O. F.). — 1773. — *Vermium terrestrium et fluviatilium. Historia*. — 1786. — *Animalcula Infusoria*. Kopenhagen u. Leipzig.
- PALLADE (C. E.). — 1952. — A study of fixation for electron microscopy. *J. Exp. Med.*, **95**, 285-298.
- PÁRDUCZ (B.). — 1958 a. — Das interziliäre Fasernsystem in seiner Beziehung zu gewissen Fibrillenkomplexen der Infusorien. *Acta Biol.*, **8**, 191-218. — 1958 b. — Reizphysiologische Untersuchungen an Ziliaten. VII. Das Problem der vorbestimmten Leitungsbahnen. *Acta Biol.*, **8**, 219-251.
- PÉNARD (E.). — 1922. — *Études sur les Infusoires d'eau douce*. Georg. et Cie, Genève.
- PITELKA (D. R.) et METZ (C. B.). — 1952. — The structure of the « neuromotor apparatus » of *Paramecium* as revealed by the electron microscope. *Biol. Bull.*, **103**, 282-283.
- POWERS (J. H.) et MITCHELL (C.). — 1910. — A new species of *Paramecium* (*Paramecium multimicronucleatum*). *Biol. Bull.*, **19**, 324-332.
- PUYTORAC (P. DE). — 1952. — Mise en évidence par le microscope électronique de plaques de revêtement à la surface du corps des Astomes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **234**, 1583. — 1954. — Contribution à l'étude cytologique et taxonomique des Infusoires Astomes. *Ann. Soc. Nat. Zool. et Biol. anim.*, **16**, 85-270.
- RAABE (Z.). — 1949. — Studies on the family *Hysteroecinetidae* Diesing. *Ann. Mus. Zool. Pol.*, **14**, 20-68.
- REES (C. W.). — 1930. — Is there a neuromotor apparatus in *Diplodinium ecaudatum*? *Science*, **71**, 368-370.
- ROQUE (M.). — 1937. — Variations du cinétome et de l'argyrome chez six souches de *Glaucoma piriformis* (*Tetrahymena piriformis*) en milieux monobactériens et en milieux abactériens. Diplôme d'Études sup. Université de Montpellier. — 1956 a. — L'évolution de la ciliature buccale pendant l'autogamie et la conjugaison chez *Paramecium aurelia*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **242**, 2592-2595. — 1956 b. — La stomatogénèse pendant l'autogamie, la conjugaison et la division chez *Paramecium aurelia*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **243**, 1564-1565.
- ROUILLER (C.) et FAURÉ-FREMIET (E.). — 1957. — Ultrastructure réticulée d'une fibre squelettique chez un Cilié. *J. Ultrastr. Research.*, **1**, 1-13.
- SANDON (M. A.). — 1932. — *The food of Protozoa*. Cairo, Misr. Solzkar Press.
- SCHEWIAKOFF (W.). — 1889. — Beiträge zur Kenntnis der Holotrichen Ciliaten. *Biblioth. Zool.*, **5**.
- SEAMAN (G. R.). — 1951. — Localisation of acetylcholinesterase activity in the protozoan, *Tetrahymena geleii* (S.). *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **76**, 169-170.
- SEAMAN (G. R.) et HOULIHAN (R. K.). — 1951. — Enzyme system in *Tetrahymena geleii* (S.). II. Acetylcholinesterase activity, its relation to motility of the organism and to coordinated ciliary action in general. *J. cell. comp. Physiol.*, **37**, 309-322.
- SEDAR (A. W.) et PORTER (K. R.). — 1955. — The fine structure of cortical components of *Paramecium multimicronucleatum*. *J. Biophys. and Biochim. Cytology*, **1**, 583-604.
- SÖNNEBORN (T. M.). — 1950. — Methods in the general biology and genetics of *Paramecium aurelia*. *J. exp. Zool.*, **113**, 87-143.
- STOKES (A. C.). — 1885. — Some new Infusoria. *Am. Naturalist.*, **19**, 433-443.
- STEIN (F.). — 1859-1878. — *Der Organismus der Infusionsthiere*, Leipzig.
- STOUT (S. D.). — 1956. — Excystment of *Frontonia depressa* (Stokes) Pénard. *J. Protozool.*, **3**, 31-32.
- TARTAR (V.). — 1938. — Regeneration in the genus *Paramecium*. *Dissertation, Yale university*. — 1941. — Intracellular patterns facts and principles concerning patterns exhibited in the morphogenesis and regeneration of Ciliate Protozoa. *Growth*, **5**, 21-40. — 1950. — Methods for study and cultivation of Protozoa. Study honoring Trevor Kineard. *Univ. Wash. Press. Seattle*, 103-107.
- TAYLOR (C. V.). — 1920. — Demonstration of the function of neuromotor apparatus in *Euplates* by the method of microdissection. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **19**, 403-471.
- TÖNNIGES (C.). — 1914. — Die Trichozysten von *Frontonia leucas* und ihr chromidialer Ursprung. *Arch. Protistenk.*, **32**, 298.

- TUFFRAU (M.). — 1952. — La morphogenèse de division chez les *Colpodidæ*. *Bull. Biol. France-Belgique*, **86**, 309-320.
- VILLENEUVE-BRACHON. — 1940. — Recherches sur les Ciliés Hétérotriches. *Arch. Zool. exp. et gén.*, **82**, 1-180.
- WAGTENDONG (W. S.), CONNER (R. L.), MILLER (C. A.) et RAO (U. R.). — 1953. — Growth requirements of *Paramecium aurelia*, variety 4, stock 51. *Ann. New York Acad. Sc.*, **56**, 929-937.
- WANG (C.). — 1928. — Ecological studies of seasonal distribution of Protozoa in a fresh water pond. *J. Morph. and Physiol.*, **46**, 431-478.
- WEISZ (P. B.). — 1951. — A general mechanism of differentiation based on morphogenetic studies in Ciliates. *Amer. Nat.*, **85**, 293-311.
- WENRICH (D. H.). — 1928. — Eight well defined species of *Paramecium*. *Trans. Am. Microscop. Soc.*, **47**, 274-282. — 1929. — Observations on some fresh water Ciliates (Protozoa). *Trans. Am. Microscop. Soc.*, **48**, 221-241.
- WETZEL (A.). — 1925. — Vergleichend-cytologische Untersuchungen an Ciliaten. *Arch. Protistenk.*, **51**, 209-304. — 1927. — Ueber zwei noch unbekannte holotriche Ciliaten, *Frontaniella complanata* nov. gen., nov. spec. *Arch. Protistenk.*, **60**, 130-141.
- WICHTERMAN (R.). — 1953. — *The Biology of Paramecium*. The Blakiston Co., New York.
- WOHLFARTH-BOTTERMANN, (K. E.) et PFEFFERKORN (G.). — 1953. — Protistenstudien. V. Zur Struktur des Wimperapparates. *Protoplasma*, **42**, 227-238.
- WOODRUFF (L.). — 1921. — The structure, life history and intrageneric relationship of *Paramecium calkinsi*, n. sp. *Biol. Bull.*, **41**, 171-180.
- WORLEY (L. G.). — 1934. — Ciliary metachronism and reversal in *Paramecium*, *Spirostomum* and *Stentor*. *J. cellular comp. Physiol.*, **5**, 53-72.
- YOCOM (H. B.). — 1918. — The neuromotor apparatus of *Euplotes patella*. *Univ. Calif. Pub. Zool.*, **18**, 337-396.
- YUSA (A.). — 1955. — The systematic significance of the buccal organelles in *Paramecium* (Abst.). *J. Protozool.*, **2** (suppl.), 6. — 1957. — The morphology and morphogenesis of the buccal organelles in *Paramecium* with particular reference to their systematic significance. *Ibid.*, **4**, 128-142.
-

EXPLICATION DES ABRÉVIATIONS

NUMÉRATION DES CINÉTIES. — La numération des cinéties est faite suivant la convention de CHATTON, A. LWOFF, M. LWOFF et MONOD (1931). La cinétie stomatogène (ici cinétie parorale) est la cinétie n° 1.

Sur toutes les figures de la *face ventrale* d'un Cilié, la droite du Cilié est à la gauche du lecteur.

ABRÉVIATIONS (par ordre alphabétique) :

<i>arg.</i>	: argyronème.	<i>f.</i>	: fibre.
<i>b.</i>	: bouche.	<i>f. b.</i>	: fosse buccale.
<i>c.</i>	: cinétosome.	<i>f. f.</i>	: faisceau fibreux.
<i>c. p.</i>	: cinétie parorale.	P1	: premier peniculus.
<i>c. post.</i>	: cinétie postorale.	P2	: deuxième peniculus.
<i>c. s.</i>	: cinétie somatique.	P3	: troisième peniculus.
<i>c. v.</i>	: cinétie vestibulaire.	<i>p. ex.</i>	: pore excréteur.
1 <i>c. v.</i>	: première <i>c. vestibulaire</i> .	<i>Q.</i>	: quadrulus.
3 <i>c. v.</i>	: troisième <i>c. vestibulaire</i> .	<i>s. b.</i>	: sillon de bipartition.
<i>ch. r.</i>	: champ résiduel.	<i>sc.</i>	: scopula.
<i>ch. st.</i>	: champ stomatogène.	<i>s. p.</i>	: suture préorale.
<i>ch. v.</i>	: champ vestibulaire.	<i>s. post.</i>	: suture postorale.
<i>cy.</i>	: cytostome.	<i>si. p.</i>	: sillon préoral.
<i>cyph.</i>	: cytopharynx.	<i>tr.</i>	: trichocystosome.
<i>cz.</i>	: cinétorhize.	<i>v. d.</i>	: vacuole digestive.
<i>é. b.</i>	: évagination buccale.		

CLASSIFICATION DES CILIÉS, par FAURÉ-FREMIET (1950 a)

<i>Sous-Classes</i>	<i>Ordres</i>
<i>Holotricha</i>	Gymnostomes rhabdophores Gymnostomes cyrtophores Chonotriches Trichostomes
	Hyménostomes } H. tétrahyméniens } H. péniculiens } H. pleuronémiens
	Thigmotriches Péritriches Apostomes Tentaculifères
<i>Spirotricha</i>	Hétérotriches Hypotriches Cténostomes Oligotriches tintinnoidiens Oligotriches ophryoscolécides.

EXPLICATIONS DES PLANCHES

PLANCHE I

Frontonia leucas. — Fig. 1. Face ventrale : bouche, cinéties somatiques, suture préorale, suture postorale.

Fig. 2. Face dorsale : pore excréteur, cinéties somatiques.

Frontonia parvula. — Fig. 3. Face ventrale : bouche, cinéties somatiques.

Fig. 4. Face dorsale : cinéties somatiques.

Frontonia atra. — Fig. 5. Face ventrale : bouche, cinéties somatiques, suture préorale, suture postorale.

Fig. 6. Face dorsale : pores excréteurs, cinéties somatiques.

Frontonia acuminata. — Fig. 7. Face ventrale : bouche, cinéties somatiques, suture préorale, suture postorale.

Fig. 8. Face dorsale : pores excréteurs, cinéties somatiques.

Disematostoma tetraedrica. — Fig. 9. Face ventrale : bouche, cinéties somatiques, suture préorale, suture postorale.

Fig. 10. Face dorsale : pores excréteurs, suture postorale (Imp. arg.).

PLANCHE II

Fig. 1. — Micrographie électronique de la cavité buccale de *Frontonia marina*, suivant une coupe transversale, complétée par une photographie d'une imprégnation argentique de la cavité buccale (*en haut, à gauche*). L'ensemble précise la correspondance des différentes structures.

Première cinétie vestibulaire, 1c. v., trois rangées de cinétosomes, à droite de la cavité buccale. — Paroi droite de la fosse buccale, abrupte, bordée par un bourrelet fortement argyrophile (crêtes). — Plancher de la fosse buccale, formé par une zone de cytoplasme vésiculeux. — Trois peniculi, P1, P2, P3. — Double membrane corticale. — Faisceaux de l'appareil fibrillaire buccal ($\times 7.300$).

Fig. 2. — Vue d'ensemble de l'appareil fibrillaire buccal de *Frontonia marina* (Bleu brom. merc.).

Fig. 3. — Micrographie électronique d'une membranelle buccale de *Frontonia marina*. Cinétosomes, cils, cinétorhizes, cinétodesme, double membrane corticale, faisceaux fibreux formés par les cinétorhizes ($\times 26.600$).

Fig. 4. — Micrographie électronique d'un faisceau fibreux de l'appareil fibrillaire buccal de *Frontonia marina*. Fibrilles longitudinales, homogènes, régulièrement disposées en séries de plans parallèles ($\times 24.000$).

PLANCHE III

Stokesia vernalis. — Fig. 1. Face ventrale : bouche, cinéties somatiques, sillon oral, suture postorale.

Fig. 2. Face dorsale : pores excréteurs, cinéties somatiques, suture postorale.

Paramecium aurelia. — Fig. 3. Face ventrale : bouche, cinéties somatiques, suture préorale, suture postorale.

Fig. 4. Face dorsale : pores excréteurs, cinéties somatiques.

Paramecium multimicronucleatum. — Fig. 5. Face ventrale : bouche, cinéties somatiques, suture préorale, suture postorale.

Paramecium caudatum. — Fig. 6. Face ventrale : bouche, cinéties somatiques, suture préorale, suture postorale.

Paramecium trichium. — Fig. 7. Face ventrale : bouche, cinéties somatiques, suture préorale, suture postorale (Imp. arg.).

PLANCHE IV

Urocentrum turbo. — Fig. 1. Face ventrale : bouche, les quatre régions du Cilié, *a, b, c, d* ; cinéties somatiques.

Fig. 2. Face dorsale : les quatre régions du Cilié, *a, b, c, d* ; cinéties somatiques (Imp. arg.).

Disematostoma tetradrica. — Fig. 3. Pôle antérieur, face ventrale : cinétosomes, cinétodesme (desmodexie). Voir, en plus, les cinétorhizes des cinétosomes des cinéties vestibulaires (Bleu brom. merc.).

Fig. 4. Appareil fibrillaire buccal : cinétorhizes issues des cinétosomes des peniculi, de la cinétie parorale, des cinéties vestibulaires et formant des faisceaux fibreux. — Champ stomatogène à droite de la cinétie parorale (Bleu brom. merc.).

Frontonia marina. — Fig. 5. Micrographie électronique de la cuticule. *A droite de la figure*, la coupe passe obliquement par la couche corticale. Double membrane corticale ; en haut, fossettes pelliculaires au centre desquelles sont situés les groupes de cinétosomes ; en bas, arêtes pelliculaires, sous la double membrane, correspondant au modelage cuticulaire (parois des fossettes) ; crêtes sur chaque arête. *A gauche de la figure*, paroi droite de la cavité buccale portant les crêtes du bourrelet argyrophile ($\times 7.850$).

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

- I. *Botanique*. — Les ultrastructures cytoplasmiques. Comparaison chez la cellule animale et la cellule végétale.
- II. *Paléontologie*. — Les Graptolites.

VU ET APPROUVÉ :

Montpellier, le 16 septembre 1958.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

P. MATHIAS.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Montpellier, le 2 octobre 1958.

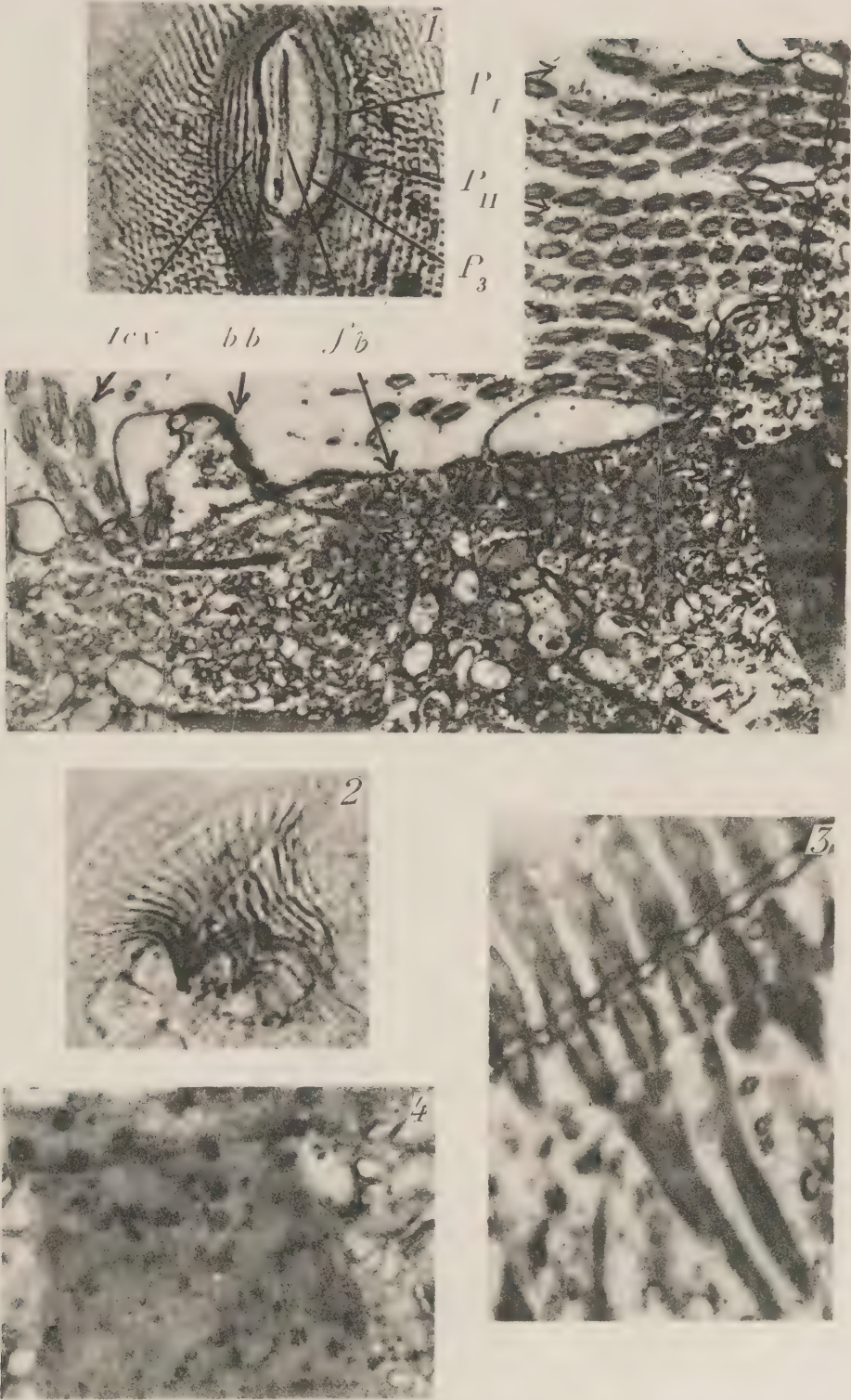
Le Recteur de l'Académie de Montpellier,

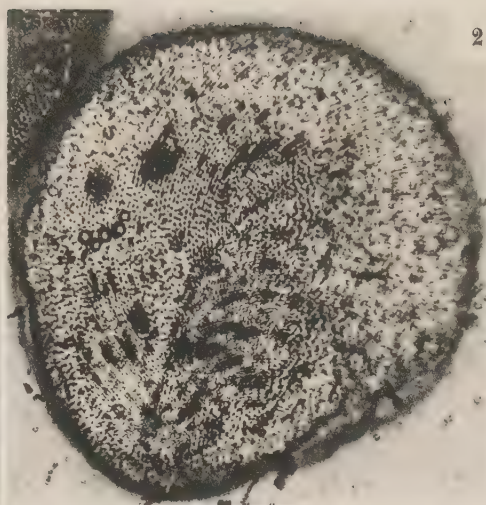
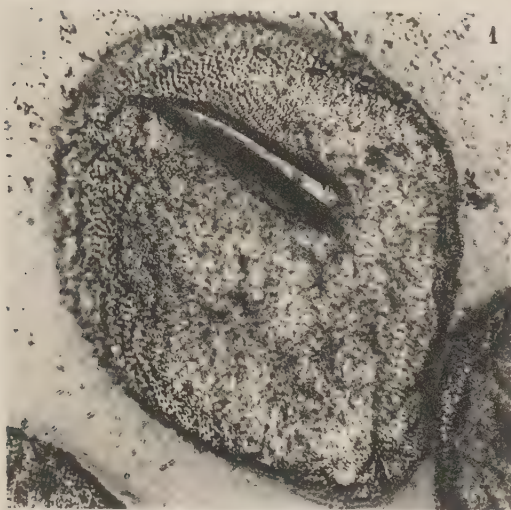
G. RICHARD.



Roque phot.

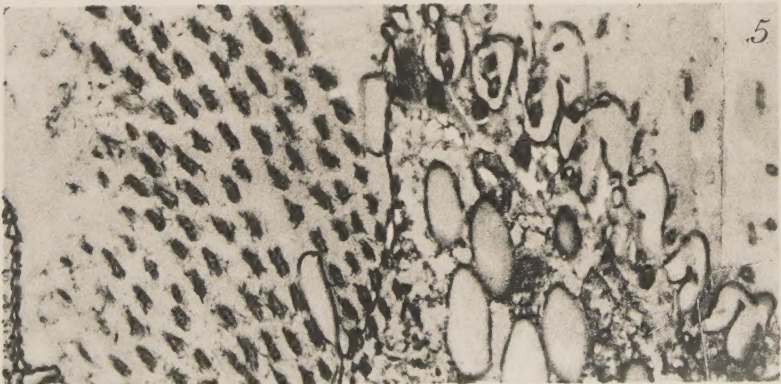
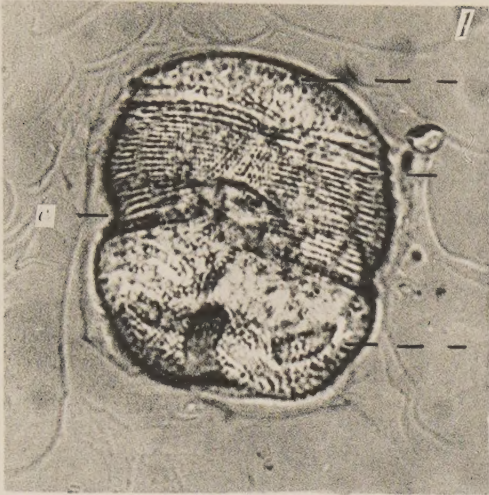
Ciliès Hyménostomes péniculiens





Roque phot.

Ciliès Hyménostomes péniculiens



Roque phot.

Ciliès Hyménostomes péniculiens

